UNIVERSITÉ DE LIÈGE
BELGIQUE

VOL 24. 1956-1957

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

UNIVERSITY OF ARIZONA
JAN 29 1959
LIBRARY

SOMMAIRE

TRAVAUX PHYSIOLOGIQUES

1. R. BOUILLENNE et M. FOUARGE (†). La Lumière artificielle en horticulture. Les tubes « Phytor » adaptés à la croissance des végétaux.
2. R. BOUILLENNE et M. FOUARGE (†). La Lumière artificielle en horticulture. Les tubes « Phytor » adaptés à la croissance des végétaux. (Résumé).
3. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND. Auxines et Bouturage.
4. M. BOUILLENNE-WALRAND. De l'action de la lumière artificielle sur la croissance et le développement des Tomates.
5. N.M. SISSAKIAN. La biochimie des plastides (Nature chimique et fonctions biochimiques) 1re note.
6. N.M. SISSAKIAN. La biochimie des plastides (Nature chimique et fonctions biochimiques) 2e note.
7. C. SIRONVAL. A propos du développement des plantes photo-périodiquement sensibles et de leur passage à l'état sexué.
8. C. SIRONVAL. Action of Day-length upon the Formation of Adventitious Buds in *Bryophyllum tubiflorum* Harv.
9. C. SIRONVAL. Qu'est-ce que le photopériodisme ?
10. C. SIRONVAL, Ch. BONNIER and J.P. VERLINDEN. Action of Day-length on Nodule Formation and Chlorophyll Content in Soybean.
11. Mady LEDOYEN. L'action de la Streptomycine sur la formation de la chlorophylle et de la protochlorophylle.
12. Raymond BRONCHART. Recherches sur le dosage des auxines. I. Extraction, Purification et Dosage de l'Acide 3-indolacétique.
13. Raymond BRONCHART. Recherches sur le dosage des auxines. II. Etude de l'évolution de la teneur en Acide-3-indolacétique libre et lié au cours du développement de *Sinapis alba* L.
14. G. BERNIER. Les variations de l'absorption et de la distribution du Phosphore chez *Sinapis alba* L. étudiées par la méthode du phosphore radioactif.
I. Les variations au cours du développement du végétal.

580.6
L71

15. G. BERNIER. Les variations de l'absorption et de la distribution du Phosphore chez *Sinapis alba* L. étudiées par la méthode du phosphore radioactif.
II. Les fluctuations journalières.

16. Marcelle GILSON. Evolution quantitative de l'acide β indol-acétique chez Hyosciamus niger, en rapport avec la sexualisation et la floraison.

17. R. HULS, J. RAMAUT, R. HUVELLE. Observations sur une souche d'*Aspergillus giganteus* Wehmer, de la Collection I.R.S.A.C.

TRAVAUX ECOLOGIQUES

18. R. BOUILLENNE. Rapport sur les principales démarches tentées en vue de la création d'un Parc National dans les Hautes-Fagnes de Belgique.

19. R. BOUILLENNE. La protection de la nature dans le monde.

20. R. BOUILLENNE, P. DEUSE et M. STREEL. Introduction historique à l'étude des tourbières de la Fagne des Deux Séries.

21. R. BOUILLENNE et M. STREEL. Evolution de la végétation dans une tourbière haute du plateau des Hautes Fagnes après 20 ans (Fagne wallonne).

22. M^me^ LIEGEOIS-LEMAITRE. Historique d'une forêt du Haut Plateau ardennais en vue d'une étude phytogéographique.

23. P. DEUSE, J. RAMAUT et M. STREEL. Etude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weywertz. 1^re^ note.

24. P. DEUSE, J. RAMAUT et M. STREEL. Etude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weywertz. 2^e^ note.

25. M. STREEL. Note sur l'existence d'une tourbe à *Narthecium ossifragum* dans les couches anciennes d'une tourbière du plateau des Hautes-Fagnes.

26. M. STREEL. Les tourbières de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay.

CORRESPONDANCES ET ECHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE DE LIEGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante :

M. le Secrétaire des
ARCHIVES DE L'INSTITUT
DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE
DE LIEGE
3, rue Fusch, Liège (Belgique).

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
BELGIQUE

VOL. 24. 1956-1957

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

TRAVAUX PHYSIOLOGIQUES

1. R. BOUILLENNE et M. FOUARGE (†). La Lumière artificielle en horticulture. Les tubes « Phytor » adaptés à la croissance des végétaux.
2. R. BOUILLENNE et M. FOUARGE (†). La Lumière artificielle en horticulture. Les tubes « Phytor » adaptés à la croissance des végétaux. (Résumé).
3. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND. Auxines et Bouturage.
4. M. BOUILLENNE-WALRAND. De l'action de la lumière artificielle sur la croissance et le développement des Tomates.
5. N.M. SISSAKIAN. La biochimie des plastides (Nature chimique et fonctions biochimiques) 1re note.
6. N.M. SISSAKIAN. La biochimie des plastides (Nature chimique et fonctions biochimiques) 2e note.
7. C. SIRONVAL. A propos du développement des plantes photo-périodiquement sensibles et de leur passage à l'état sexué.
8. C. SIRONVAL. Action of Day-length upon the Formation of Adventitious Buds in *Bryophyllum tubiflorum* Harv.
9. C. SIRONVAL. Qu'est-ce que le photopériodisme ?
10. C. SIRONVAL, Ch. BONNIER and J.P. VERLINDEN. Action of Day-length on Nodule Formation and Chlorophyll Content in Soybean.
11. Mady LEDOYEN. L'action de la Streptomycine sur la formation de la chlorophylle et de la protochlorophylle.
12. Raymond BRONCHART. Recherches sur le dosage des auxines. I. Extraction, Purification et Dosage de l'Acide 3-indolacétique.
13. Raymond BRONCHART. Recherches sur le dosage des auxines. II. Etude de l'évolution de la teneur en Acide-3-indolacétique libre et lié au cours du développement de *Sinapis alba* L.
14. G. BERNIER. Les variations de l'absorption et de la distribution du Phosphore chez *Sinapis alba* L. étudiées par la méthode du phosphore radioactif.
I. Les variations au cours du développement du végétal.

15. G. BERNIER. Les variations de l'absorption et de la distribution du Phosphore chez *Sinapis alba* L. étudiées par la méthode du phosphore radioactif.
II. Les fluctuations journalières.

16. Marcelle GILSON. Evolution quantitative de l'acide β indol-acétique chez Hyosciamus niger, en rapport avec la sexualisation et la floraison.

17. R. HULS, J. RAMAUT, R. HUVELLE. Observations sur une souche d'*Aspergillus giganteus* Wehmer, de la Collection I.R.S.A.C.

TRAVAUX ECOLOGIQUES

18. R. BOUILLENNE. Rapport sur les principales démarches tentées en vue de la création d'un Parc National dans les Hautes-Fagnes de Belgique.

19. R. BOUILLENNE. La protection de la nature dans le monde.

20. R. BOUILLENNE, P. DEUSE et M. STREEL. Introduction historique à l'étude des tourbières de la Fagne des Deux Séries.

21. R. BOUILLENNE et M. STREEL. Evolution de la végétation dans une tourbière haute du plateau des Hautes Fagnes après 20 ans (Fagne wallonne).

22. M^me^ LIEGEOIS-LEMAITRE. Historique d'une forêt du Haut Plateau ardennais en vue d'une étude phytogéographique.

23. P. DEUSE, J. RAMAUT et M. STREEL. Etude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weywertz. 1^re^ note.

24. P. DEUSE, J. RAMAUT et M. STREEL. Etude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weywertz. 2^e^ note.

25. M. STREEL. Note sur l'existence d'une tourbe à *Narthecium ossifragum* dans les couches anciennes d'une tourbière du plateau des Hautes-Fagnes.

26. M. STREEL. Les tourbières de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay.

CORRESPONDANCES ET ECHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE DE LIEGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante :

M. le Secrétaire des
ARCHIVES DE L'INSTITUT
DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE
DE LIEGE
3, rue Fusch, Liège (Belgique).

Reprinted from the Report of the XIVth International Horticultural Congress, Netherlands, 1955
published by H. Veenman & Zonen, Wageningen (Netherlands)

LA LUMIERE ARTIFICIELLE EN HORTICULTURE

LES TUBES 'PHYTOR' ADAPTES A LA CROISSANCE DES VEGETAUX*

R. BOUILLENNE[1] ET M. FOUARGE[2]

[1] *Institut de Botanique de l'Université, Laboratoire de Physiologie Végétale, Liège, Belgique*
[2] *Centre de Recherches des Hormones Végétales (IRSIA), Liège, Belgique*

Summary

In order to improve the physiological behaviour of plants, grown under artificial illumination, systematic investigations have been carried out in constant surroundings of the Liège Phytotron with different species of selected seedplants. The existing kinds of lamps and armatures were not ideal up to then.

A special fluorescent light tube was developed through the collaboration of physicists and engineers of the A.C.E.C.-works. The characteristics of this lamp are discussed.

The effect of this Phytor C.R.H. Lg tube on the growth of plants has been compared with that of all other light sources. Results, with regard to length of stems, number of leaves and roots delay in flowering, colour and nature of pigments, fresh and dry weights, are presented.

The Phytor tubes are now generally available; they may be mounted, four tubes together, in a special support ('Phytorel') which can be easily adapted to demands in normal greenhouses.

Under one reflector with 4 tubes (200 W.) it is possible to grow tomatoes without additional daylight. The plants appear, after 40 days of 16 hours' light per day, as big and beautiful as in the open air in June.

Introduction

Les productions végétales constituent la partie la plus importante de l'économie mondiale. Qu'il s'agisse d'agriculture, de culture maraîchère, d'horticulture ou d'exploitations forestières, les plantes occupent des mains innombrables; leur production et leur distribution sur les marchés conditionnent le niveau de vie des groupements humains. L'homme s'est toujours préoccupé d'augmenter la quantité ainsi que la qualité des produits végétaux, afin d'améliorer son alimentation, de créer des facteurs de richesses supplémentaires et d'embellir ses lieux d'existence. Dans nos pays où les espaces cultivables ne peuvent être élargis à la mesure des besoins des populations, le seul moyen d'accroître les récoltes réside dans l'amélioration des techniques de culture. Sélection, engrais, mécanisation sont les moyens classiques actuellement utilisés avec succès. Cependant, grâce aux récents progrès réalisés simultanément dans les recherches biologiques et dans l'utilisation de l'électricité, il devient possible d'entrevoir la mise en oeuvre de moyens plus directs touchant aux phénomènes fondamentaux de la vie végétale.

*Communication présentée par C. Sironval

La photosynthèse

Il semble bien acquis que ce sont uniquement les rayons du spectre visible qui interviennent dans la photosynthèse. Des recherches déjà anciennes ont précisé que les rayons rouge, orangé et jaune, ainsi que les rayons bleu-violet qui sont absorbés par les pigments chlorophylliens[1] sont plus utiles que les autres.

Au cours de l'année, comme au cours de la journée, le soleil distribue ses rayons utiles de manière variable et pas toujours dans des valeurs adéquates pour une plante déterminée. Cette inadaptation occasionnelle de la lumière vis-à-vis de la végétation existe également quand on considère l'évolution des saisons et des jours dans les différentes zones climatiques qui se partagent sur la surface de la terre.

Le vieux rêve des hommes, de remplacer la lumière du soleil par la lumière artificielle, a pris corps avec la découverte de la lumière électrique, et les effets de celle-ci sur la croissance des plantes ont été expérimentés depuis de nombreuses années. Ils se sont montrés d'un intérêt considérable.

L'application de l'électricité

On a utilisé d'abord la lumière fournie par de puissantes ampoules à filaments. En Belgique, en 1938, au Laboratoire de Photosynthèse constitué par la Raffinerie Tirlemontoise pour les travaux du Professeur R. Bouillenne, de J. de Roubaix et de O. Lazar, la culture de la betterave sucrière a été réussie en chambre obscure conditionnée, recevant uniquement de la lumière artificielle. Il a été démontré que, dans ces conditions, le déroulement normal de la croissance et du développement chez cette plante de grande culture pouvait être obtenu en partant de la graine; des fleurs et des fruits bien constitués ont été produits de même qu'une tubérisation acceptable avec, cependant, une richesse saccharine plus faible qu'en plein champ.

Mais les lampes à filaments présentent de graves inconvénients: fortement caloriques, elles nécessitent l'interposition d'une couche réfrigérante par circulation d'eau autour des bulbes et une ventilation difficile à établir; de plus, leur spectre est loin d'être approprié à une photosynthèse normale. Enfin, elles ont une consommation exagérée de courant qui les exclut d'une utilisation économiquement rentable. Les tubes de lumière fluorescente à faible dégagement calorique ont apporté un progrès considérable. Bien qu'ils n'aient été disponibles en Belgique qu'après 1944, ils ont déjà fait l'objet de beaucoup d'observations intéressantes. Depuis 1950, ils sont expérimentés systématiquement dans le Phytotron de Liège. L'efficacité des longueurs d'ondes qui caractérisent différents types de lampes y a été étudiée. On a réussi à définir les exigences lumineuses d'un certain nombre de plantes en ce qui concerne la composition spectrale et son intensité.

Les tubes fluorescents

Les recherches ont abouti à la constitution d'un éclairage *totalement fluorescent* qui satisfait aux exigences d'un grand nombre de plantes et est conforme aux résultats

[1] Les lois fondamentales de la photochimie sont:
1) seuls les rayons absorbés ont unt effet photochimique;
2) l'effet photochimique est directement proportionnel à l'énergie lumineuse absorbée;
3) un certain pourcentage de l'énergie lumineuse est absorbée par la réaction chimique.

obtenus ces dernières années dans l'étude des courbes d'absorption de lumière, soit par des solutions de chlorophylle, soit par des feuilles vertes et vivantes (voir diagramme I, courbe de HOOVER).

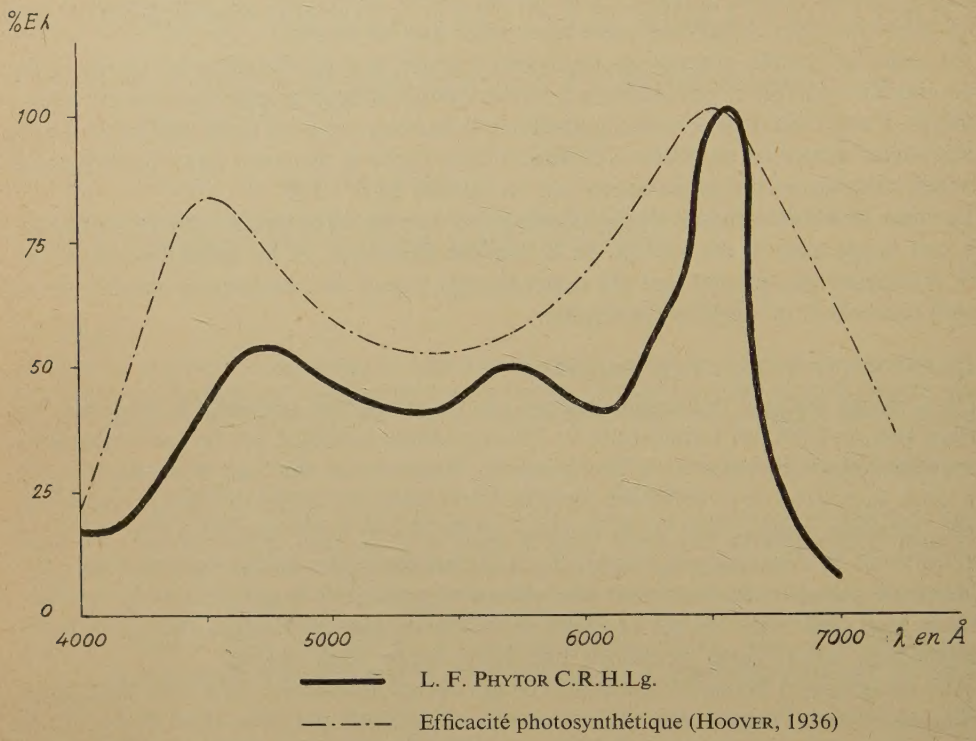


FIG. 1. L'axe des abscisses est gradué en millimicrons tandis que l'axe des ordonneés représente des pourcents d'énergie relative. Le maximum d'émission des lampes (fond continu du spectre) a été pris arbitrairement égal à 100%.

On a pu réunir en un seul tube 'Phytor III. C.R.H.Lg.'[1] les longueurs d'ondes utiles. L'éclairement fourni par ce tube produit des plantes remarquablement vigoureuses qui supportent la comparaison avec celles cultivées en plein air dans les conditions de lumière du mois de juin en Belgique, à Liège.
Le tube 'Phytor III. C.R.H.Lg.' est accessible dès maintenant aux praticiens.

MONTAGE DES TUBES 'PHYTOR III. C.R.H.LG.'

Les résultats très remarquables obtenus en utilisant les tubes 'Phytor III. C.R.H.Lg.' dans les conditions du PHYTOTRON, ont pu être reproduite complètement et parfaitement dans les conditions de serre ordinaire.

[1] Centre de Recherches des Hormones Végétales

Des essais pilotes ont été entrepris et un montage a été spécialement étudié qui puisse s'adapter à toute situation chez les praticiens.
Il consiste en un ensemble léger et maniable de quatre unités éclairantes, fixées chacune sur une semelle d'aluminium ou bien sur les boîtiers classiques de tôle émaillée Nous appelons 'Phytorel' l'ensemble de ces quatre unités montées sur un support, spécialement étudié pour l'aération et la réflexion maximum. Enfin, l'appareil est mobile verticalement grâce à un système de suspension simple et solide.
La durée de l'éclairement des plantes est réglée par un 'Coupatant' qui peut commander un nombre variable de Phytorels par connection avec la bobine d'un contacteur.
Quatre tubes 'Phytor' montés selon notre dispositif donnent pour une consommation électrique de 200 Watts un éclairement sous le tube central à 30 cm de 4500 Lux, à 50 cm de 2600 Lux, à 60 cm de 2200 Lux.
L'ensemble – tubes Phytor et dispositif de montage – est appelé à rendre de grands services aux praticiens. Il peut être installé à très peu de frais soit en serre chez l'horticulteur, soit dans n'importe quel local mal éclairé comme, par exemple, une cave. Il constitue une évidente amélioration de la technique dans des cas où il est utile de disposer de jeunes plantes parfaitement saines, comme par exemple, pour le repiquage de primeurs.
La dépense pour la consommation de courant s'est révélée relativement faible car la surface éclairée par un dispositif de 4 tubes, suspendu à 49 cm des semis, est de plus d'un m^2 (1.40×0.75), sur laquelle l'horticulteur peut disposer une grande quantité de semis et, si la culture est bien au point, le nombre de jours pendant lesquels l'éclairage nécessaire devra fonctionner sera connu avec exactitude et ne sera pas excessif.

Conclusion

En conclusion, nous dirons qu'un éclairage fluorescent, comme celui réalisé dans les tubes 'Phytor C.R.H.Lg.', correspond en qualité et en intensité aux exigences d'un grand nombre de plantes (légumes, primeurs, fleurs, etc.): il permet la suppression totale des lampes à incandescence, révolutionne les procédés traditionnels de production et permet d'entrevoir des améliorations techniques, un gain appréciable de temps, une régularisation de la croissance ou, selon les cas, un contrôle du développement, enfin une sensible diminution des frais par dépenses en consommation électrique.

Bibliographie

Bouillenne, R., Bouillenne-Walrand, M., Fouarge, M. et Sironval, C., 1952. La culture des plantes à la lumière artificielle. A.C.E.C., Charleroi.
——— et Sironval, C., 1952. Une nouvelle méthode de culture de *Begonia Semperflorens* Link et Otto. Bull. Horticole de Liège: **7**, nr. 12.
——— et Fouarge, M., 1953. Etude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent (Phytor I.C.R.H.Lg.), pour la culture en serre (Laitues, Choux, Tomates). *Idem*, **8**, nr. 3.
——— et ———, 1954. Quelques considérations sur l'application de la lumière froide dans la culture des tomates. Revue Horticole de Paris, nr. 2198.
——— et ———, 1954. Comparaison de divers systèmes d'éclairage artificiel appliqués à la culture des tomates. Bull. Horticole de Liège: **9**, nr. 2.

Discussion

Comparaison avec des lampes fluorescentes standard

Les recherches sur la lumière artificielle ont été faites parce que les lampes fluorescentes standard ne donnaient pas de bons résultats sur la croissance des plantes. Nous avons d'abord fixé, dans le milieu conditionné du Phytotron de Liège, quelle était l'intensité la plus favorable des diverses lampes fluorescentes du commerce. Ces résultats ont servi comme contrôle pour déterminer les longueurs d'onde et les rapports entre celles-ci qui pourraient améliorer la croissance et le développement des plantes. Des lampes spéciales ont été fabriquées par les A. C. E. C. de Charleroi (J. Hemerik, Pays-Bas).

Les lampes fluorescentes blanches du commerce ne donnant pas satisfaction pour amener, en chambre sans lumière du jour, une culture de plantes jusqu'à un état adulte normal, nous avons utilisé autrefois un supplément de lampes à filament. Le tube Phytor distribue les longueurs d'onde utiles en proportions biologiquement appropriées (H. J. Maresquelle, France).

Le spectre de la lampe Phytor

Le spectre d'émission de la lampe Phytor C.R.H.Lg. comporte deux maxima: l'un dans le rouge, l'autre dans le bleu. Dans le rouge, l'émission représente environ 90% de l'énergie possible correspondant, à la longueur d'onde. Dans le bleu, le tube Phytor donne environ 50% de l'énergie possible (E. W. B. van den Muyzenberg, Pays-Bas).

Courbes de Hoover et de Gabrielsen

Nous constatons simplement que le tube Phytor, conçu sur la base de nos expériences, donne une émission dont le spectre s'accorde plutôt à la courbe de Gabrielsen, qu'à celle de Hoover. Ni la validité de l'un ni celle de l'autre est discutée (W. Renard, Allemagne).

Les longueurs d'ondes

Le tube Phytor résulte précisément d'expériences de cultures en milieu conditionné dans lesquelles seule la lumière a varié en qualité et en intensité. C'est ce qui a permis de sélectionner les longueurs d'ondes utiles aux plantes (L. Coupin, France).

Application à des cultures élevées

Le tube Phytor peut convenir à des cultures élevées, p.e. tomates en fleurs et fruits, chanvre, froment, *Gloxinia*, *Cyclamen*, *Pelargonium*. La distance favorable (0.30 et 0.50 m) entre la source lumineuse et les feuilles actives peut être maintenue à mesure que la taille des plantes augmente, en relevant la monture Phytorel. D'autre part, des essais ont montré que les plantes *adultes*, poussent bien lorsqu'elles sont éclairées par des tubes Phytor à une certaine distance des feuilles (1 m p.e.) (M. Vinot, France).

Le prix des tubes Phytor

Le tube Phytor coûte 120 francs belges dans le commerce (40 W., 1.20 m). Le tube blanc standard coûte 63 francs, le tube blanc normal (L.F. 40 de Luxe normal), 75 francs (J. P. Hudson, U.K.).

LA LUMIERE ARTIFICIELLE EN HORTICULTURE
LES TUBES « PHYTOR » ADAPTES A LA CROISSANCE DES VEGETAUX

par M. R. BOUILLENNE et M. M. FOUARGE (†)

Les productions végétales constituent la partie la plus importante de l'économie mondiale. Qu'il s'agisse d'agriculture, de culture maraîchère, d'horticulture ou d'exploitations forestières, les plantes occupent des mains innombrables ; leur production et leur distribution sur les marchés conditionnent le niveau de vie des groupements humains. L'homme s'est toujours préoccupé d'augmenter la quantité ainsi que la qualité des produits végétaux afin d'améliorer son alimentation, de créer des facteurs de richesses supplémentaires et d'embellir ses lieux d'existence. Dans nos pays où les espaces cultivables ne peuvent être élargis à la mesure des besoins des populations, le seul moyen d'accroître les récoltes réside dans l'amélioration des techniques de culture. Sélection, engrais, mécanisation sont les moyens classiques actuellement utilisés avec succès. Cependant, grâce aux récents progrès réalisés simultanément dans les recherches biologiques et dans l'utilisation de l'électricité, il devient possible d'entrevoir la mise en œuvre de moyens plus directs touchant aux phénomènes fondamentaux de la vie végétale.

Il semble bien acquis que ce sont uniquement les rayons du spectre visible qui interviennent dans la photosynthèse. Des recherches déjà anciennes ont précisé que les rayons rouge, orangé et jaune ainsi que les rayons bleu-violet qui sont absorbés par les pigments chlorophylliens (1) sont plus utiles que les autres.

Au cours de l'année, comme au cours de la journée, le soleil distribue ses rayons utiles de manière variable et pas toujours dans des valeurs adéquates pour une plante déterminée. Cette inadaptation occasionnelle de la lumière vis-à-vis de la végétation existe également quand on considère l'évolution des saisons et des jours dans les différentes zones climatiques qui se partagent la surface de la terre.

Le vieux rêve des hommes de remplacer la lumière du soleil par la lumière artificielle a pris corps avec la découverte de la lumière électrique et les effets de celle-ci sur la croissance des plantes ont été expérimentés depuis de nombreuses années. Ils se sont montrés d'un intérêt considérable.

On a utilisé d'abord la lumière fournie par de puissantes ampoules à filaments. En Belgique, en 1938, au Laboratoire de Photosynthèse constitué par la Raffinerie Tirlemontoise, pour les travaux du professeur R. Bouillenne, de J. de Roubaix et O. Lazar, la culture de la betterave sucrière a été réussie en chambre obscure conditionnée, recevant uniquement de la lumière artificielle. Il a été démontré que, dans ces conditions, le déroulement normal de la croissance et du développement chez cette plante de grande culture pouvait être obtenu en partant de la graine ; des fleurs et des fruits bien constitués ont été produits de même qu'une tubérisation acceptable avec, cependant, une richesse saccharine plus faible qu'en plein champ.

---

(1) Les lois fondamentales de la photochimie sont :
1) Seuls les rayons absorbés ont un effet photochimique.
2) L'effet photochimique est directement proportionnel à l'énergie lumineuse absorbée.
3) Un certain pourcentage de l'énergie lumineuse est absorbée par la réaction chimique.

Mais les lampes à filaments présentent de graves inconvénients : fortement caloriques, elles nécessitent l'interposition d'une couche réfrigérante par circulation d'eau autour des bulbes et une ventilation difficile à établir ; de plus, leur spectre est loin d'être approprié à une photosynthèse normale. Enfin, elles ont une consommation exagérée de courant qui les exclut d'une utilisation économiquement rentable. Les tubes de lumière fluorescente à faible dégagement calorique ont apporté un progrès considérable. Bien qu'ils n'aient été disponibles en Belgique qu'après 1945, ils ont déjà fait l'objet de beaucoup d'observations intéressantes. Depuis 1950, ils sont expérimentés systématiquement dans le Phytotron de Liége. L'efficacité des longueurs d'ondes qui caractérisent différents types de lampes y a été étudiée. On a réussi à définir les exigences lumineuses d'un certain nombre de plantes en ce qui concerne la composition spectrale et son intensité.

Les recherches ont abouti à la constitution d'un éclairage *totalement fluorescent* qui satisfait aux exigences d'un grand nombre de plantes et est conforme aux résultats obtenus ces dernières années dans l'étude des courbes d'absorption de lumière, soit par des solutions de chlorophylle, soit par des feuilles vertes et vivantes (voir diagramme).

On a pu réunir en un seul tube Phytor III C.R.H.Lg. les longueurs d'onde utiles. L'éclairement fourni par ce tube produit des plantes remarquablement vigoureuses qui supportent la comparaison avec celles cultivées en plein air dans les conditions de lumière du mois de juin en Belgique à Liége.

Le tube Phytor III C.R.H.Lg. est accessible dès maintenant aux praticiens.

Montage des tubes Phytor III C.R.H.Lg.

Les résultats très remarquables obtenus en utilisant les tubes Phytor III C.R.H.Lg. dans les conditions du Phytotron, ont pu être reproduits complètement et parfaitement dans les conditions de serre ordinaire.

Des essais pilotes ont été entrepris et un montage a été spécialement étudié qui puisse s'adapter à toute situation chez les praticiens.

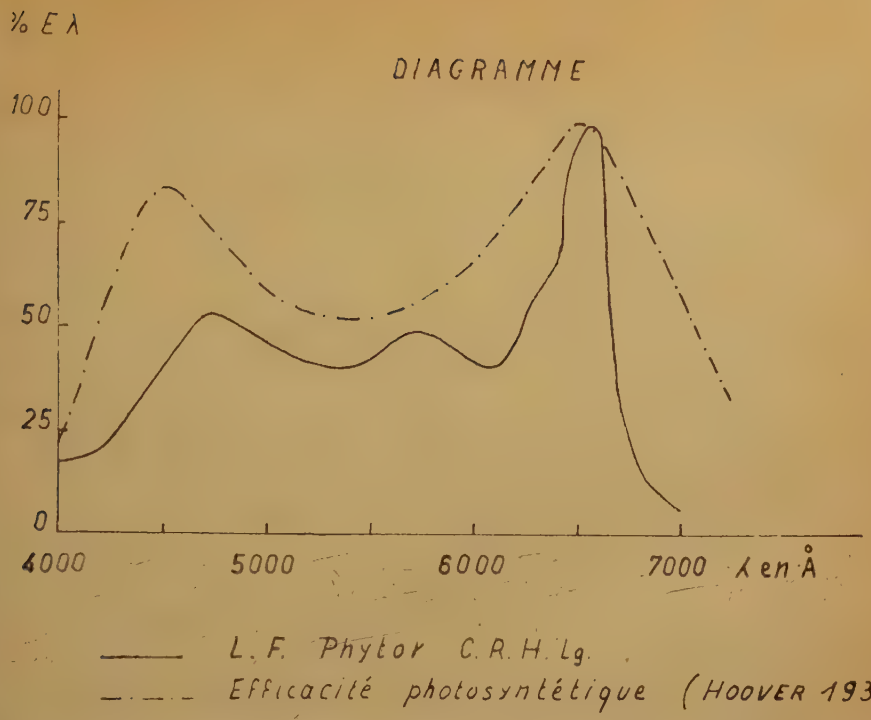
Il consiste en un ensemble léger et maniable de quatre unités éclairantes, fixées chacune sur une semelle d'aluminium ou bien sur les boîtiers classiques de tôle émaillée. Nous appelons Phytorel l'ensemble de ces quatre unités montées sur un support, spécialement étudié pour l'aération et la réflexion maximum. Enfin, l'appareil est mobile verticalement grâce à un système de suspension simple et solide.

La durée de l'éclairement des plantes est réglée par un « Coupatant » qui peut commander un nombre variable de Phytorels par connection avec la bobine d'un contacteur.

Quatre tubes Phytor montés selon notre dispositif donnent pour une consommation électrique de 200 Watts un éclairement sous le tube central à 32 cm de 4 040 Lux, à 49 cm de 2 840 Lux, à 62 cm de 2 320 Lux.

L'ensemble — tubes Phytor et dispositif de montage — est appelé à rendre de grands services aux praticiens. Il peut être installé à très peu de frais soit en serre chez l'horticulteur, soit dans n'importe quel local mal éclairé comme par exemple une cave. Il constitue une évidente amélioration de la technique dans des cas où il est utile de disposer de jeunes plantes parfaitement saines comme par exemple pour les repiquages de primeurs.

La dépense pour la consommation de courant s'est révélée relativement faible car la surface éclairée par un dispositif de 4 tubes suspendus à 49 cm des semis est de plus de 1 m² (1,40 × 0,75) sur laquelle l'horticulteur peut disposer une grande quantité de semis et, si la culture est bien au point, le nombre de jours pendants lesquels l'éclairage nécessaire devra fonctionner sera connu avec exactitude et ne sera pas excessif.



Le diagramme représente la distribution dans le spectre visible de la lumière des tubes Phytors. On voit que cette courbe suit assez fidèlement la courbe de l'efficacité photosynthétique de Hoover.

L'axe des abscisses est gradué en millimicrons tandis que l'axe des ordonnées représente des pourcents d'énergie relatiue. Le maximum d'émission des lampes (fond continu du spectre) a été pris arbitrairement égal à 100 %.

Conclusions

En conclusion, nous dirons qu'un éclairage fluorescent comme celui réalisé dans les tubes Phytor C.R.H.Lg. correspond en qualité et en intensité aux exigences d'un grand nombre de plantes (légumes, primeurs, fleurs, etc.) : il permet la suppression totale des lampes à incandescence, révolutionne les procédés traditionnels de production et permet d'entrevoir des améliorations techniques, un gain appréciable de temps, une régularisation de la croissance ou, selon les cas, un contrôle du développement, enfin une sensible diminution des frais par dépenses en consommation électrique.

EXTRAIT des ACTES du CONGRES de CAEN (Juillet 1955)
74e Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences

CAPON & Cie CAEN

AUXINES ET BOUTURAGE

R. BOUILLENNE ET M. BOUILLENNE-WALRAND

Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université et
Centre de Recherches des Hormones Végétales (I.R.S.I.A), Liège, Belgique

Summary

The results of experimental work going on in Liège for about 20 years are summarized and conclusions are given: Auxin and Rhizocaline (Bouillenne et Went, 1933) are not the same things; they are separate substances.

The chemical nature of Rhizocaline is a complex one. At the present time, the authors are proposing at least 3 components:

1. A specific factor, circulating from the leaves and characterized chemically by ortho-diphenol groups.
2. A non-specific factor, which is also translocated and is auxin itself, biologically circulating at low concentration.
3. An enzyme factor, specifically located in particular cells or tissues (pericycle – phloem – cambium). The enzyme is oxydasic (probably of the polyphenol-oxydase type).

The reaction between the ortho-diphenol group and auxin is only going on where the enzyme is present and gives rise to the complex Rhizocaline which is so located in particular cells.

Auxins or homologues, applied at high concentrations, only act as accelerators in cell mitosis, respiration rate, etc., but do not determine the characteristic structure of roots.

The complex Rhizocaline may be considered as one step of a chain of reactions which culminates in the differentiation of cells and tissues and finally in the organization of the structure of roots.

Introduction

Il est clair aujourd'hui que l'emploi des hormones végétales et de leurs succédanés synthétiques constitue une révolution apportée aux techniques horticoles et agricoles et qu'elle aura une importance comparable à celle qu'amenèrent successivement l'introduction des engrais minéraux et l'utilisation de machines agricoles perfectionnées.

Ce nouveau moyen d'agir sur la croissance et le développement des plantes en est cependant encore à ses débuts. Il doit éviter l'écueil d'une utilisation excessive et irraisonnée qui conduit à des échecs et amène des conclusions incorrectes, comme par exemple, d'en nier l'efficacité, alors que la raison véritable de l'échec est très souvent une mauvaise application de la méthode.

Depuis que fut installé à Liège un centre de documentation et de recherches sur les hormones végétales, nous n'avons cessé de répéter: les hormones végétales naturelles ou synthétiques sont des corps extraordinairement actifs. A doses même très minimes, ils sont toxiques et mortels pour les végétaux. On ne donne pas de strychnine aux animaux, comme on leur donne des farines ou des tourteaux, et cependant la strychnine est utilisée journellement... On ne distribue pas aux plantes des hormones comme on leur apporte des engrais, et cependant les hormones doivent entrer dans la pratique courante de l'horticulture progressiste.

Reprinted from the Report of the XIVth International Horticultural Congress, Netherlands, 1955, published by H. Veenman & Zonen, Wageningen (Netherlands)

Evidemment, il a fallu assez longtemps pour que la découverte par F. WENT, en 1928, d'une technique permettant de doser la première substance de croissance mise en évidence, aboutisse à des conséquences utiles aux praticiens.
Il a fallu longtemps aussi pour que le principe de l'existence de substances formatrices de racines, mis en évidence par R. BOUILLENNE et F. WENT, en 1933, dans les tiges, les bourgeons et les feuilles exposées à la lumière, intéressât les techniciens du bouturage et que la prédiction de BOYSEN-JENSEN, dans son traité classique sur les hormones végétales (Growth Hormone in Plants, Mac Grawhill, New York, 1936; traduction anglaise par AVERY, BURKHOLDER and CREIGTON), se réalise: les travaux sur les hormones 'have opened up new phases of the general investigation which may become valuable in horticultural practice (BOUILLENNE et WENT, 1933; HITCHCOCK et ZIMMERMAN, 1935; COOPER, 1935)'.
Malgré les nombreuses mises au point publiées sur la question du bouturage, celui-ci reste néanmoins difficile à réussir si l'on ne dispose pas de renseignements précis sur la manière de procéder pour chaque espèce. De plus, il faut être bien convaincu du *principe suivant:* les hormones végétales d'application fournies aujourd'hui par les usines chimiques *ne sont pas des substances formatrices de racines;* elles sont uniquement des substances activantes de certaines réactions biochimiques internes et, pour être profitables, elles doivent trouver dans les boutures non seulement des conditions internes favorables, mais aussi les éléments substanciels de ces réactions qui sont précisément fondamentales pour la formation des racines. Et, par conséquent, il ne suffit pas, comme certains l'ont pensé d'abord, de traiter des boutures par une concentration appropriée de produits dits rhizogènes. Activateurs ou révélateurs des propriétés cellulaires impliquées dans la rhizogenèse, ils déclanchent, par leur application en concentrations fortes, non biologiques, les réactions biochimiques dont dépend la genèse intra-tissulaire des primordiums de racines. Si la bouture, bien qu'activée, n'est pas capable de réaliser ces réactions, il n'y aura pas néoformation de racines.

FACTEURS D'INFLUENCE SUR LA RADICATION

En 1945, nous avons conclu, à la suite de très nombreuses expériences réalisées sur *Impatiens Balsamina*, que la différenciation radiculaire dépendait d'au moins trois facteurs:

(1) Un facteur spécial rhizogénique mobile, venant des feuilles;
(2) Un facteur, non spécialisé, mobile, les auxines (selon: F. WENT);
(3) Un facteur cellulaire existant dans les cellules de certains tissus, s'y trouvant localisé depuis la formation de celles-ci à partir des divisions embryonnaires, méristématiques ou cambiales.

Ce complexe rhizogénique, constitué d'au moins trois facteurs, serait *la Rhizocaline*, postulée en 1933 par R. BOUILLENNE et F. WENT; il correspond à une réaction de fixation résultant de la présence simultanée des trois facteurs dans les cellules de ces tissus particuliers.

(4) Selon nous, la croissance d'un primordium de racines (R. BOUILLENNE, Congrès d'Amsterdam, 1935), ou le déclanchement des mitoses qui aboutissent à ce primordium, constitue une ensemble de phénomènes différents de celui qui détermine la formation même de ce primordium, cette formation dépendant de la présence de la rhizocaline. Mais il est évident que, au préalable, des conditions de déclanchement naturel ou provoqué de mitoses doivent intervenir, comme, par exemple, l'application d'auxines en concentration pharmacodynamique. En l'absence de facteur rhizogénique de différenciation, le déclanchement des mitoses aboutit à la prolifération de cals (L. DELARGE, 1940) dans des organismes bien pourvus de réserves alimentaires.

Il est intéressant de rappeler que l'hypothèse de la rhizocaline fut, dès le début (1934), contestée par THIMANN et WENT, lorsque, ayant tenté d'isoler la rhizocaline, ces auteurs trouvèrent que la substance extraite était l'hétéro-auxine; ils avaient, de plus, constaté que ces auxines, extraites ou obtenues par synthèse, avaient une action sur la rhizogenèse des boutures. Leurs observations furent largement confirmées. ZIMMERMAN et les collaborateurs de Boyce Thompson Institute montrèrent que, non seulement l'acide indol-acétique mais aussi les homologues avaient une action nettement rhizogène et proposèrent une technique féconde concernant le bouturage d'un grand nombre de plantes. Il en est résulté que la nécessité d'un complexe rhizogénique interne fut mise en doute de manière à peu près générale.

EXPÉRIENCES RHIZOGÉNIQUES

R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et leurs collaborateurs cependant démontrèrent progressivement, à partir de 1935, que les auxines n'étaient pas le facteur rhizogénique en soi et qu'elles restaient inactives dans les cas où un facteur spécial intracellulaire était limitant. Ils utilisèrent un matériel varié: hypocotyles de plantules inanitiées préalablement (de manière à constituer un 'root-test' permettant de mesurer l'action radicigène), des produits d'application, boutures, cultures d'organes (méristèmes de racines in vitro). Ils démontrèrent d'abord l'action limitante des facteurs nutritifs sur la rhizogenèse comme sur la croissance des racines, mais précisèrent qu'en ce qui concerne la rhizogenèse leur rôle est secondaire.

COOPER avait partagé, dès le début, l'hypothèse de la nécessité d'un facteur de différenciation radiculaire et F. WENT s'y était rallié en 1938. Celui-ci proposa, en outre, que le complexe spécifique 'Rhizocaline' réagisse avec les auxines en une sorte de 'preparatory reaction' et soit mobilisé par elles lorsque celles-ci étaient appliquées en fortes concentrations.

Or, dans toutes les expériences réalisées à Liège, en 1938, avec *Impatiens Balsamina*, il a été mis en évidence par nous que les hypocotyles et épicotyles inanitiés, *en présence ou en absence d'hétéroauxine*, sont capables de faire apparaître régulièrement un certain nombre, constant, de racines. Ces racines se forment sur toute la longueur de l'organe pour peu que l'atmosphère de la culture soit humide et qu'il y ait présence de facteurs trophiques, dont le choix et la concentration furent longuement étudiés et aboutirent à la constitution d'un milieu nutritif bien équilibré.

R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand considèrent ce fait comme très important. En effet, si les boutures d'hypocotyles et d'épicotyles *non inanitiées* réagissent avec les auxines en fortes concentrations et augmentent le nombre de leurs racines. Comme il a été établi par de nombreux auteurs et par nous-mêmes, il est d'autre part démontré par nos essais que l'inanition enlève un facteur rhizogénique, mobile, réagissant avec l'auxine; mais qu'elle laisse, par contre, en place, *tout le long des hypocotyles et des épicotyles*, un facteur rhizogénique *ne réagissant pas avec les auxines* et pouvant initier un nombre constant de racines (au moins quand le milieu nutritif n'est pas limitant). La mise en évidence de ce facteur rhizogénique fixé, non mobilisable par les auxines et persistant malgré l'inanition, fut bien établie par nous en 1939; elle a été complétée par une étude de la localisation de ce facteur qui se trouve précisément dans les cellules à partir desquelles les racines adventives se forment (péricycle, tissus libériens, cambium (Noel en 1951). Cette constatation rejoint les faits décrits depuis longtemps en anatomie végétale.

Ainsi donc, lorsque les organes ne sont pas inanitiés, il y existe un (ou plusieurs) facteur mobile qui peut, comme l'ont aussi démontré Went et Cooper, s'accumuler aux endroits d'application des auxines en fortes concentrations et y provoquer l'apparition des racines de néoformation.

Lorsque ce complexe rhizocalinique est épuisé dans un tissu et qu'il ne se fait pas d'arrivée des nouveaux facteurs mobiles permettant le jeu de la réaction de fixation, il ne se forme plus de racines. Delarge, travaillant sur des bulbes de *Crinum Capense*, a bien montré qu'il est possible d'épuiser la capacité rhizogénique de ces derniers: la germination des jeunes bulbes de cette espèce fait apparaître successivement des feuilles et des racines. L'auteur, ayant supprimé les feuilles et les racines à mesure de leur apparition et ce, pendant plusieurs mois, a obtenu le résultat que la tige n'a plus formé ni feuilles, ni racines. Le traitement aux auxines en fortes concentrations a produit un résultat remarquable; il a déterminé une prolifération cellulaire en forme de cals, soit du côté racines, soit du côté bourgeons; et comme les réserves du bulbe étaient loin d'être épuisées, cette prolifération a été intense. L'analyse de ces cals a révélé que les cellules nouvelles abondamment formées ne manifestent plus de différenciation (elles sont de type presqu'uniquement conjonctif) et qu'il n'y a plus de structure organisée.

Les facteurs de différenciation (ou l'un d'entre eux) sembleraient, dans cette expérience, avoir été épuisés par les amputations successives des feuilles et des racines. Les auxines, cependant activantes au point de vue des mitoses, ne manifesteraient aucune propriété rhizogénique.

A ce matériel, expérimentalement épuisé de sa capacité rhizogénique, on pourrait comparer certains végétaux dont les boutures ne s'enracinent pas, quel que soit le traitement aux produits dits rhizogéniques qu'on leur applique.

La conclusion tirée du travail de Delarge nous a paru longtemps audacieuse, mais elle a cependant été confirmée par une expérience du Professeur Wardlaw, parue en 1947 dans Philosophical Transactions of the Royal Society of London, et dans laquelle cet auteur a obtenu un résultat identique en supprimant à mesure de leur apparition les racines et les feuilles formées par le rhizome d'un fougère *Dryopteris*

aristata Druce. L'extrémité de la tige au bout d'un certain temps s'est transformée en un cal indifférencié, proliférant abondamment.

Nous avons montré en 1947 que l'on peut très facilement et très rapidement bouturer avec 90–95 % de succès diverses variétés de Houx. Mais il s'en est trouvé une variété: *argentea-marginata*, qui est absolument réfractaire à tout enracinement. Nous avons cependant pu maintenir en vie pendant plus d'un an, grâce à notre liquide nutritif, de nombreuses branches de ce Houx, sans jamais obtenir une seule racine.

D'un autre côté, toutes les variétés de Houx que l'on peut bouturer au moyen de produits de synthèse peuvent donner, dans des conditions optimales de milieu et sans l'apport d'aucun produit dit rhizogénique, un pourcentage d'enracinement comparable à celui des boutures traitées par les auxines, mais sur un plus long espace de temps. Ceci montre bien que les produits dits rhizogéniques ont simplement activé ou accéléré un phénomène préalablement déterminé dans les cellules de Houx.

FIG. 1.

Une autre plante assez difficile à bouturer est *Retinospora obtusa nana*. Si l'on traite aux mois de novembre-décembre des boutures ligneuses (bois de 2 ans) de *Retinospora nana* avec des produits 'rhizogène' (A.I.A.) à différentes concentrations: 25 mg/6 heures, 25 mg/12 heures, 50 mg/6 heures, 50 mg/12 heures, on enregistre après 7 mois:

Témoin eau	– 25 %	d'enracinement.
A.I.A. – 25 mg/ 6 heures	– 55 %	„
„ – 25 mg/12 heures	– 57 %	„
„ – 50 mg/ 6 heures	– 66 %	„
„ – 50 mg/12 heures	– 70 %	„

L'AUXINE EN COMBINAISON AVEC LES CONDITIONS EXTERNES

Or, si on soumet des boutures du même arbre à des traitements d'auxines analogues, mais en les maintenant sous la lumière des tubes 'PHYTOR C.R.H.Lg.' pendant un

certain nombre d'heures chaque jour, les boutures se portent beaucoup mieux; on évite la 'toile' qui atteint beaucoup de boutures non éclairées; le pourcentage des morts s'abaisse considérablement, nous avons obtenu après *4 mois:*

Témoin eau	– 40 % d'enracinement.
A.I.A. – 50 mg/6 heures	– 93 % „

De plus, dans cette expérience, qui comportait des centaines de boutures, nous avons enregistré seulement 7 morts.
Toutes les boutures, même non enracinées, étaient parfaitement vivantes après plus de 5 mois et beaucoup d'entre elles se sont enracinées par la suite.
On voit donc l'importance que les conditions externes peuvent exercer sur les capacités rhizogéniques, avec ou sans traitement hormonal: les plantes bouturables grâce aux produits dits rhizogéniques peuvent l'être également si on les place, sans traitement hormonal, dans des bonnes conditions de culture et d'éclairage.

L'effet de diverses concentrations d'auxine

Lorsqu'on considère le rôle des auxines dans le bouturage, il faut distinguer les variations des effets biologiques que produisent les concentrations utilisées (de 5 γ[1] à 500 mg ou 1 g par litre):

(1) Aux faibles concentrations qui se mesurent en γ par litre, 5–100 γ (10^{-11} à 10^{-7} Mol.), les cellules subissent, comme on sait, un allongement qui va de 10 à 200 fois le volume primitif. En général, les concentrations qui provoquent l'élongation des cellules de *racines* sont 10 à 100 fois plus faibles que celles qui causent le phénomène chez les méristèmes des *tiges*.
Dès que l'on dépasse la dose d'élongation, le phénomène inverse d'inhibition de croissance est obtenu chez les tiges et les bourgeons.

(2) Au delà de 10^{-6} Mol., se produit un phénomène d'activation des mitoses des cellules à caractère méristématique ou de cellules différenciées qui se dédifférencient et reprennent des propriétés de méristème.

Le rôle particulièrement actif des auxines ou de leurs succédanés synthétiques, à fortes concentrations, dans le bouturage, ressort principalement de cette dernière catégorie d'action.
Thimann et ses collaborateurs ont bien démontré que les auxines aux doses biologiques agissent sur la partie du mécanisme oxydatif cellulaire qui met en jeu les acides dicarboxyliques à 4 C.
D'autre part, on a pu montrer que des tissus, ayant reçu des doses pharmacodynamiques d'auxines (doses extra-biologiques), présentent une respiration fortement accrue et une dépense de matériel énergétique (glucides) considérable.
Notons en passant, que l'épuisement brusque des réserves énergétiques, sous l'influence de doses massives de substances de croissance, peut amener la mort du végétal ou de l'organe traité (voir les nombreux travaux sur l'action des herbicides sélectifs).

[1] Un $\gamma = \frac{1}{1000}$ mg.

Fonction des auxines

Il s'avère donc que les auxines, lorsqu'elles fonctionnent à faible concentration comme facteur hormonal cellulaire, participent à un chaînon bien défini de la chaîne des réactions biochimiques du métabolisme normal de la plante; mais que lorsqu'elles sont appliquées en fortes concentrations elles agissent uniquement comme activateur.

Si, avec Went, nous considérons que l'auxine intervient dans la réaction de fixation de la rhizocaline, qui est la base de la rhizogenèse, il nous faut admettre qu'ici le type de la réaction est celui d'une réaction enzymatique oxydative, tout comme pour l'allongement cellulaire.

Ceci entraîne comme conséquence: que le facteur mobile ne peut être autre chose qu'un corps facilement oxydable. Or, actuellement, les études sur la cinétique de la rhizogenèse (néoformation et croissance) ont toutes montré que ces phénomènes exigent la présence d'oxygène (Bouillenne, 1933; Prevot, 1939; White, 1939; Skoog, 1944). La généralité de cette constatation nous apporte une confirmation de la probabilité que notre hypothèse de travail s'oriente d'une façon correcte.

D'ailleurs, Sironval, dans les boutures de plantules de Fraisiers (1947); Noel, dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* (1951), ont montré que la néoformation des racines adventives est liée à l'apparition préalable de radicaux orthodiphénoliques.

Des recherches, actuellement en cours, permettront, sans doute, de préciser davantage les rapports de parenté ou d'identité entre les radicaux orthodiphénoliques et les facteurs hormonaux mobiles, responsables du déclanchement de la rhizogenèse.

On pourrait, en somme, représenter le schéma biochimique de la réaction de fixation de la rhizocaline comme le montre la fig. 2.

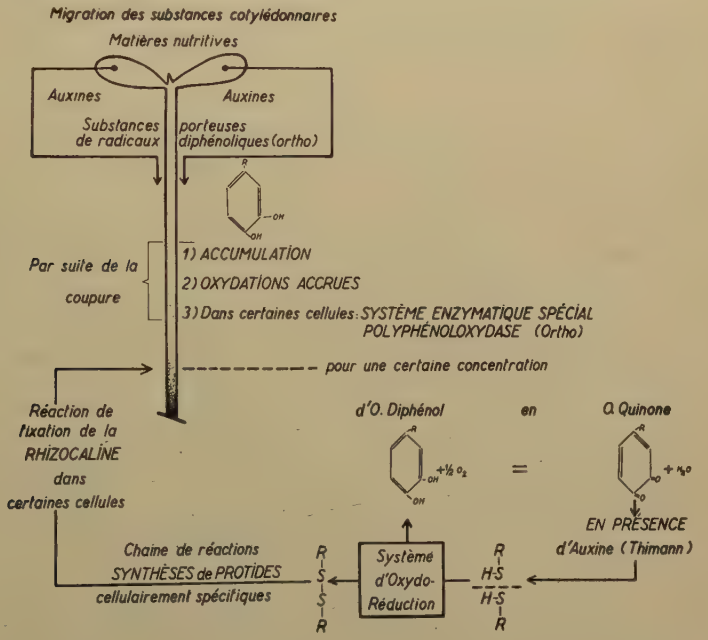


Fig. 2.

Ainsi donc, si le système respiratoire énergétique, auxine – déhydrogénase – acide dicarboxylique à 4 C, contrôle les phénomènes de croissance, on pourrait admettre que le système rhizocaline auxine – substances à radicaux orthodiphénoliques – enzyme oxydatif, contrôlerait le phénomène de rhizogenèse.

De ce que nous venons de dire, il s'ensuit que tout traitement physique ou chimique, susceptible de promouvoir ou d'accélérer des mitoses en un endroit ou organe donné d'un végétal, pourra apparaître comme jouant un rôle morphogénétique. En réalité, l'orientation que prendra la différenciation dépendra du bagage biochimique et enzymatique du tissu considéré. Ce bagage biochimique, selon nous, règle *seul* les potentialités des cellules nouvellement formées, qui pourront devenir selon le cas: racines ou bourgeons ou axe floral et, en l'absence de celui-ci, cals indifférenciés.

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du samedi 5 octobre 1957

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

De l'action de la lumière artificielle sur la croissance et le développement des Tomates,

par M. BOUILLENNE-WALRAND,
Institut [redacted] Botanique de l'Université de Liège.

(Première note).

Résumé. — Les Tomates (var. Joffre) ont été cultivées, à partir du semis jusqu'après la floraison, dans un milieu climatique conditionné et maintenu constant (Phytotron de Liège) sous la lumière artificielle de tubes fluorescents Phytor III C.R.H. Lg. d'intensités différentes. Les valeurs biométriques augmentent avec l'intensité lumineuse : à partir de ± 5000 Lux jusqu'à ± 11.000 Lux. le rendement poids sec (au 40me jour) par 1000 Lux est sensiblement constant, sauf pour ± 8000 Lux où l'on enregistre un maximum. En dessous de ± 4500 Lux, le rendement par 1000 Lux est notoirement plus faible.

Non seulement la croissance mais aussi la floraison se présentent de manière normale à partir d'une intensité de lumière artificielle minimum de ± 5000 Lux.

INTRODUCTION

Les expériences dont nous rendons compte, ont été en partie effectuées au cours des années 1953 et 1954. Leur rédaction en a été retardée par la mort de notre précieux collaborateur le Dr. M. Fouarge, Assistant au Centre de Recherches des Hormones Végétales de Liège. (1)

On se rappellera que les études sur la lumière froide appliquée aux plantes ont été commencées en vue d'obtenir, pour les chambres noires du Phytotron de Liège, un éclairage artificiel susceptible de donner aux plantes la qualité et la quantité de lumière nécessaire à leur croissance et à leur développement. (R. Bouillenne et M. Fouarge 1, 2, 3, 4).

(1) Nous remercions vivement Mlle J. Lomba, technicienne, du Centre de recherches des Hormones Végétales et M. G. Sylvestre, préparateur, pour leur aide dévouée.

Le Centre a réussi, grâce à la collaboration généreuse de A.C.E.C. (Ateliers de Constructions électriques de Charleroi) et aux installations du Phytotron, à créer un tube, le Phytor III. C. R. H. Lg., dont le rendement en horticulture et en culture de primeurs est remarquable et est devenu d'usage courant dans les serres. Dans de nombreux cas, ce tube Phytor remplace avantageusement l'équipement composé de tubes de lumière froide (day-light, Westinghouse, lampe fluorescente et L. F. 40-3.500) et d'un certain pourcentage d'ampoules à incandescence.

Les tubes de lumière fluorescente ordinaire, en effet, ne contiennent que peu ou pas de raies dans le rouge et émettent le maximum d'intensité de leur spectre lumineux dans la région verte, ce qui satisfait aux exigences de la visibilité de l'œil humain mais ne satisfait pas complètement à celles de la croissance et du développement des végétaux. C'est pourquoi, on leur adjoint pour les expériences de physiologie végétale, des lampes à incandescence, ou bien on utilise des lampes à vapeur de mercure.

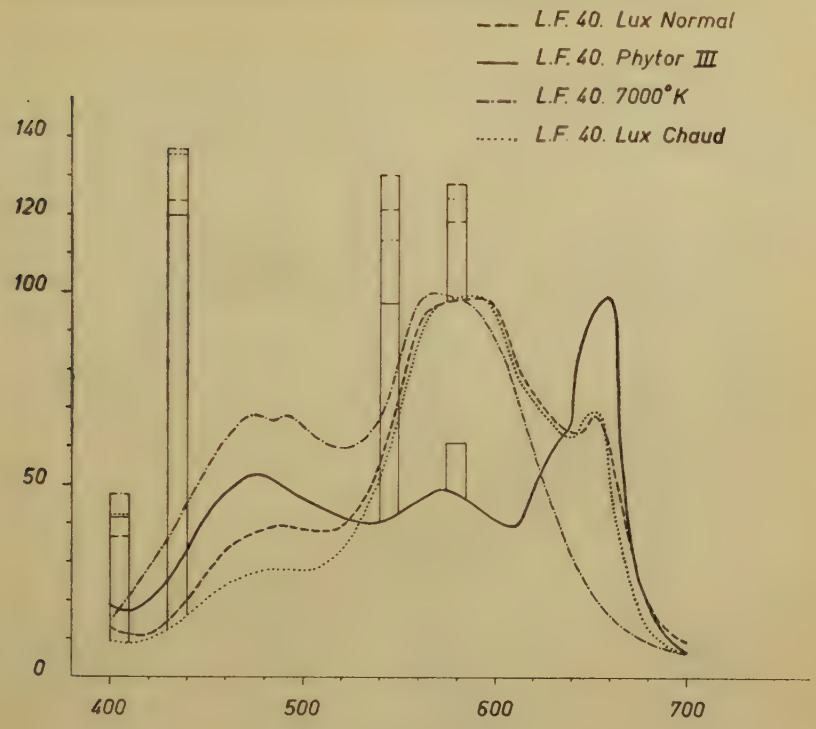
Le tube Phytor III. C. R. H. Lg. présente une courbe de répartition spectrale de la lumière comparable à celle établie en 1948 par GABRIELSEN (5), pour l'activité photosynthétique. Il s'écarte dans une certaine mesure de celle de HOOVER (6).

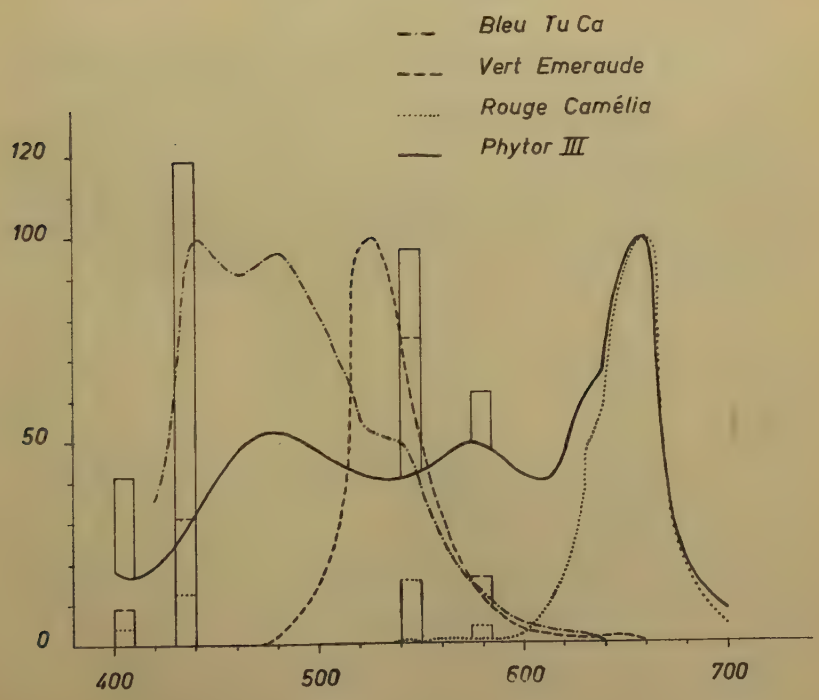
Il a été obtenu en combinant les caractéristiques spectrales d'une série de tubes fabriqués pour nous par les A.C.E.C.

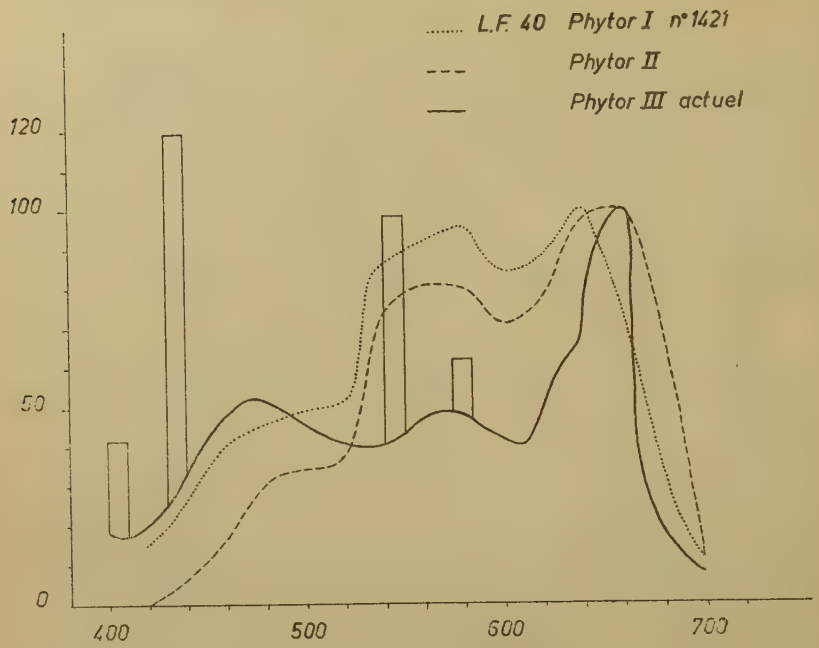
Nous avons étudié particulièrement les tubes L.F. 40-7.000, L.F. 40 Lux normal, L.F. 40 Lux chaud et des tubes émettant dans diverses régions déterminées du spectre : bleu Tuca, vert Émeraude, rouge Camélia.

Il nous paraît intéressant de reproduire [1] les courbes de répartition spectrale des différents tubes qui nous ont servi, ainsi que celles des trois tubes, Phytor. I., Phytor II., Phytor III., dont le dernier type est actuellement fabriqué en grande série (Fig. 1, 2, 3).

[1] Nous remercions les A.C.E.C. qui nous ont permis de publier les courbes de distribution énergétique des tubes fabriqués dans leurs ateliers.


L.F. 40. Lux Normal
L.F. 40. Phytor III
L.F. 40. 7000°K
L.F. 40. Lux Chaud
140
120
100
50
0
400
500
600
700


Bleu Tu Ca
Vert Emeraude
Rouge Camélia
Phytor III
120
100
50
0
400
500
600
700



Légende des figures 1 a 3.

Explication concernant les courbes des répartitions spectrales de nos différents types de lampes fluorescentes.

L'axe des abscisses est gradué en millimicrons tandis que l'axe des ordonnées représente des pourcentages d'énergie relative. Le maximum d'émission des lampes (fond continu du spectre) a été pris arbitrairement égal à 100 %.

On remarque qu'à côté de la partie continue du spectre émis par la poudre fluorescente, figurent quelques raies d'émission caractéristiques de la vapeur de mercure contenue dans le tube à décharge, et qui font évidemment partie du rayonnement total.

TABLEAU I. — Mesures de l'intensité lumineuse, en Lux, émise par divers types de tubes fluorescents dans un climat de 20°C constant et de 85 % d'humidité.

	Nombre de tubes	Intensité en Lux tubes neufs	Intensité en Lux tubes usagés entre 500 et 1000 heures.
Phytor. III.	1	1.175	820
C. R. H. Lg.	2	2.400	1.575
	3	3.500	2.350
	4	4.500	3.010
L. F. 40.	1		1.250
« 7.000 »	2	Fabrication	2.575
	1	abandonnée	3.400
	4		4.400
Lux	1	1.425	
Normal	2	2.850	
	3	4.350	
	4	5.350	
Lux	1	1.250	
Chaud	2	2.875	
	3	4.250	
	4	5.350	
Bleu	1	1.200	920
« Tuca »	2	2.300	1.275
	3	3.250	1.825
	4	4.100	2.300
Vert	1	1.950	
« Émeraude »	2	3.900	
	3	5.200	
	4	5.850	
Rouge	1	800	710
« Camélia »	2	1.550	1.600
	3	2.200	2.175
	4	2.750	2.550

TABLEAU II. — Conversion des mesures du Tableau I en erg /sec /cm²

	Nombre de tubes	Tubes neufs	Tubes usagés (entre 500 et 1.000 h. de fonctionnement).
Phytor III	1	705	492
C. R. H. Lg.	2	1.440	945
	3	2.100	1.410
	4	2.700	1.806
L. F. 40	1		0.750
« 7.000 »	2		1.545
	3		2.040
	4		2.640
Lux	1	1.111	
Normal	2	2.223	
	3	3.393	
	4	4.173	
Lux	1	1.0125	
Chaud	2	2.32875	
	3	3.4425	
	4	4.3335	
Bleu		2.400	1.840
« Tuca »		4.600	2.350
		6.500	3.650
		8.200	4.600
Vert	1	2.0085	
« Émeraude »	2	4.17	
	3	5.356	
	4	6.0255	
Rouge	1	368	326
« Camélia »	2	833	736
	3	1.012	1.000
	4	1.271	1.173

La distribution spectrale de l'énergie radiante émise par une lumière peut se calculer en erg/cm²/seconde. La puissance d'une lampe calculée en Watt comporte outre la quantité de radiation lumineuse émise, la quantité de chaleur émise et perdue. Mais la mesure de la distribution de l'énergie en erg/cm²/seconde, dans chaque bande de longueurs d'ondes déterminées, est une opération compliquée et qui nécessite des appareillages spéciaux. (Wassink 7, 8).

L'utilisation du Luxmètre, d'autre part, donne en ce qui concerne l'énergie reçue et absorbée par les végétaux des résultats faux. Le Luxmètre, en effet, est un appareil destiné à mesurer l'illumination — accessible à l'œil humain — d'une surface recevant un flux lumineux. Pour l'œil humain, c'est dans la région verte du spectre (5550 A°) que la luminosité relative est maximum.

En deçà et en delà, elle diminue ; si bien que, dans la bands des 7.000 Å, par exemple, un Luxmètre enregistre des valeurs énergétiques de flux lumineux trop basses, ne correspondant pas à une mesure correcte de la radiation réellement reçue. On le voit très bien dans le tableau I, qui donne, dans les conditions d'éclairement des chambres noires du Phytotron de Liège, lee valeurs calculées en Lux, des tubes de 40 Watts de lumière blanche ou colorée, valeurs qui sont figurées pour des tubes neufs et dans certains cas pour des tubes usagés. Les mesures ont été effectuées en général au moyen de deux Luxmètres de marques différentes : Le Luxmètre enregistreur de Lange et un Luxmètre « Photo volt ».

Il est de plus très difficile d'obtenir à chaque moment de l'expérience la valeur exacte de l'énergie radiante reçue par les plantes ; car aux difficultés que nous venons de signaler s'ajoute le fait que la puissance des lampes diminue progressivement au cours de l'utilisation et varie avec la tension du courant électrique.

Un essai de transformation en erg/cm²/seconde, au moyen des courbes de distribution de l'énergie spectrale (fig. 1-2-3), et des chiffres obtenus par le Luxmètre a été effectué par M. M. Hotterbeex, assistant à l'Université de Liège. Nous donnons au tableau II, les résultats de ses calculs.

Il reste, néanmoins, que les calculs effectués de cette manière ne tiennent pas compte de la partie calorique du spectre énergétique des lampes examinées et qu'une des données (Lux) est inadéquate au départ.

* * *

Le tube Phytor III. C.R.H.Lg. de 40 Watts s'est révélé excellent pour la croissance de semis de nombreuses espèces végétales pendant les 40 à 50 premiers jours. Le bénéfice obtenu par cet éclairage artificiel reste acquis lorsque les plantes sont transférées à la lumière ordinaire du jour.

Cependant, il importait de déterminer si le tube Phytor III. C. R. H. Lg, qui convient à la germination des graines et à la croissance des plantules, peut convenir aussi aux exigences lumineuses des plantes au moment de la floraison et de la fructification.

Dans le cas où ce tube, comme il apparaît dans les premiers essais, est déficient à partir de ce stade et provoque l'avortement d'un certain nombre de fleurs normalement formées, l'alternative est la suivante :

Ou bien l'intensité est suffisante, mais la distribution spectrale ne convient pas au développement ; ou bien la qualité du rayonnement est convenable, mais l'intensité du rayonnement lumineux n'est pas suffisante.

* * *

Dans l'exposé qui va suivre, nous allons nous attacher à comparer la croissance et le développement de plantes de Tomates (variété Joffre) : *Lycopersicon esculentum L.*, sous différentes intensités de lumière de Phytor III. C. R. H. Lg.

Nous étudierons cette Tomate Joffre dans les conditions climatiques du Phytotron, puis nous comparerons les résultats obtenus à ceux enregistrés sous lumière naturelle à différents moments de l'année.

En dehors des variations du facteur lumière, le même climat est automatiquement maintenu dans le Phytotron, aussi bien dans la serre, où la lumière du jour fluctue suivant les saisons, que dans 3 chambres noires, lesquelles sont munies chacune d'éclairages artificiels différents, fixés suivant les desiderata expérimentaux.

Les conditions climatiques sont : température 20° constant, humidité 85%, vitesse du vent 18.000 M^3 par heure, le circuit complet se fait deux fois par minute — environ 100 renouvellements d'air par heure.

Nous étudierons d'abord l'action de différentes intensités de lumière émises par des tubes Phytor III. C. R. H. Lg.

Nous montrerons que la valeur $\pm$ 5000 Lux obtenue sous tubes Phytors constitue le minimum d'éclairement indispensable à l'obtention de plantes normales.

Nous examinerons ensuite les résultats obtenus dans la serre du Phytotron dans la lumière naturelle des différentes époques de l'année.

CHAPITRE I

Croissance de la Tomate Joffre sous différentes intensités de lumière Phytor III., en chambre noire conditionnée.

L'une des chambres noires du Phytotron a été préparée de manière à permettre l'éclairage non seulement par le haut mais aussi latéralement, afin d'obtenir une intense illumination et une distribution latérale de la lumière.

Le plafond de la chambre est muni de 16 tubes Phytors (distants de 1,5 cm). Deux panneaux latéraux sont munis, chacun à partir du haut, de 4 tubes Phytors sur une distance de 20 cm.

Tableau III.

Examen des plantes de Tomates après 24 jours de croissance sous différentes intensités lumineuses, émanant de tubes Phytor III CRH Lg dans les conditions fixées et maintenues constantes, dans le Phytotron. (Photopériode 16 h).

Intensité en Lux	Dates des semis et conditions d'éclairage	Tiges		Feuilles		Poids frais en gr.			Poids secs en gr.			Poids sec Poids frais × 100.
		Hauteur mm	Diamètre mm.	Nombre	Longueur de la + grande (mm)	Tiges + Feuilles	Racines	Total	Tiges + Feuilles	Racines	Total	
11.000 Lux	9-11-53	46,8	4	7	99	2,24	0,48	2,72	0,183	0,045	0,228	8
	Chambre Phytotron	(37 à 55)	(4)	(7)	(94 à 105)							
Lumière verticale et latérale	24 tubes — 30 cm. 16 heures											
7.800 Lux	9-11-53	40,7	3	6	88	1,42	0,237	1,657	0,113	0,019	0,132	8
	Chambre Phytotron	(38 à 44)	(3)	(6)	(77 à 100)							
Lumière verticale et latérale	24 tubes — 56 cm. 16 heures											

7.200 Lux Lumière verticale	9-11-53 Chambre Phytotron 8 tubes 30 cm. 16 heures	34,7 (31 à 38)	2,5 (2,5 à 3)	5 à 6 très petites	76,9 (69 à 84)	0,967	0,147	1,114	0,075	0,065	0,081	7,6
5.100 Lux Lumière verticale et latérale	9-11-53 Chambre Phytotron 24 tubes — 80 cm. 16 heures	41,5 (34 à 47)	2,5 (2,5)	5 (5)	71,5 (62 à 80)	0,72	0,105	0,825	0,052	0,007	0,059	7,2
4.500 Lux Lumière verticale	9-11-1953 Chambre Phytotron 8 tubes — 56 cm. 16 heures	38,2 (35 à 40)	2,5 (2,5)	5 (5)	71,6 (66 à 75)	0,607	0,095	0,692	0,048	0,011	0,059	8,7
2.700 Lux Lumière verticale	9-11-53 Chambre Phytotron Phytorel (4 tubes) 56 cm 16 heures	45,5 (36 à 57)	2 (2)	4 (4)	51,3 (47 à 56)	0,330	0,027	0,357	0,022	0,002	0,024	8

Tableau IV.

Examen de plantes de Tomates, après 48 jours de croissance sous différentes intensités lumineuses émanant de tubes Phytor C. R. H. Lg dans les conditions fixées et maintenues constantes du Phytotron. (Photopériode 16 h.

Intensité en Lux	Dates des semis et conditions d'éclairage	Tige		Feuilles		Bouquets floraux	Poids frais en g.				Poids sec en gr.				Poids sec / Poids frais
		Hauteur mm.	Diamètre mm.	Nombre	Longueur de la + grande mm		Tiges	Feuilles	Racines	Total	Tiges	Feuilles	Racines	Total	
11.100 Lux Lumière verticale et latérale	9.11.53 Chambre Phytotron 24 tubes — 30 cm. 16 heures	256 (225 à 310)	9,5 (9 à 10)	16 (15 à 18)	261 (235 à 280)	3 (3) 100% :3	10,5 (8 à 13)	36 (34 é 38)	11,2 (10 à 17)	57,7	1,126 (0,84 à 1,34)	3,965 (3,25 à 4,5)	1,128 (0,78 à 1,53)	6,219	10
7.800 Lux Lumière verticale et latérale	9.11.53 Chambre Phytotron 23 tubes — 56 cm. 16 heures	216 (195 à 250)	9,8 (9,5 à 10)	15-16 66% :16 33% :15	274 (250 à 290)	3 (33% : 2) (66% : 3)	9,6 (8,5 à 11,5)	36 (33 à 39)	10 (5 à 12)	55,6	0,786 (0,51 à	3,481 (2,75 à 3,85)	0,83 (0,37 à	5,107	9,2

7.200 Lux Lumière verticale	9.11.53 Chambre Phytotron 8 tubes — 30 cm. 16 heures	219 (180 à 245)	9 (8,5 à 9,5)	14-15 (50% :15) (50% :14)	270 (253 à 285)	2 à 3 (66% : 2) (330 : 3)	9,2 (7 à 11) 11)	36 (31 à 37)	8,8 (4 à 14) 14)	54	0,627 (0,45 à 0,77)	2,94 (2,53 à 3,36)	0,673 (0,32 à 1,01)	4,24	7,
5.100 Lux Lumière verticale et latérale	9.11.53 Chambre Phytotron 24 tubes — 80 cm. 16 heures	190 (165 à 210)	8,5 (8 à 9) 9)	14-15 (50% :15) 50% :14	275 (255 à 300)	1 à 2 (50% : 2) (50% : 1)	7,1 (5 à 8,5)	27,7 (21 à 34)	3,5 (3 à 5,5)	38,3	0,435 (0,31 à 0,59)	2,188 (1,64 à 2,7)	0,29 (0,22 à 0,43)	2,913	7,
4.500 Lux Lumière verticale	9.11.53 Chambre Phytotron 8 tubes — 56 cm. 16 heures	166 (155 à 180)	8,3 (8 à 9) 9)	14-15 (50% :15) (50% :14)	269 (250 à 290)	1 (5 × 1) 84% : 1	6 (5 à 7)	25,3 (20 à 31)	3,5 (3 à 5)	34,8	0,295 (0,27 à 0,35)	1,77 (1,51 à 2,13)	0,22 (0,17 à 0,28)	2,285	6,
2.700 Lux Lumière verticale	9.11.53 Chambre Phytotron Phytorel (4 tubes) * 56 cm. 16 heures	143 (122 à 155)	6 (5 à 6)	11 (90% :12) (10% : 2)	183 (157 à 196)	0	2,75 (2 à 3,5)	7,1 (5 à 9)	1,6 (1 à 2)	11,45	0,108 (0,07 à 0,13)	0,563 (0,38 à 0,66)	0,085 (0,06 à 0,11)	0,756	6,

(*) Phytorel : montage spécial, avec réflecteur, comportant 4 tubes.

Des semis de Tomates Joffre sont placés à 3 *distances* de la source lumineuse supérieure :

1) à 30 cm., illumination sur table : 11.100 Lux (éclairage vertical et latéral) (1) ;

2) à 56 cm., illumination sur table : 7.800 Lux (éclairage vertical et latéral) ;

3) à 80 cm., illumination sur table : 5.100 Lux (éclairage vertical et latéral).

Dans une autre chambre noire, on dispose au plafond 8 tubes Phytors et les semis sont placés respectivement à :

4) 30 cm. de la table, illumination : 7.200 Lux (éclairage vertical) ;

5) 56 cm de la table, illumination : 4.500 Lux ; (éclairage vertical) ;

6) enfin dans une 3^{me} chambre, on dispose les semis sous 5 tubes Phytors à 56 cm de la table, illumination : $\backsimeq$ 2.600 Lux (éclairage vertical).

La température et l'humidité de l'air ambiant sont celles du Phytotron. Toutefois, les températures prises au niveau des semis montrent que le terreau absorbe une certaine quantité de la chaleur rayonnée par les lampes. Ce rayonnement peut exercer une influence non négligeable sur la végétation.

Température sur semis prises au milieu du jour :

24 tubes	30 cm	24°,5
»	56 cm	23°
»	80 cm	21°
8 tubes	30 cm	24°
»	56 cm	21°,5

(1) La lumière solaire dans nos régions mesurée à 12 h. au mois de juin donne environ 100.000 Lux.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE :

Les semis sont effectués sur terreau stérilisé à l'autoclave, 30 minutes à 120°. Les terrines en plastique ont été préalablement désinfectées à l'eau de Javel 3%.

Le premier repiquage en terreau stérilisé se fait entre le 7me et le 10me jour ; chaque terrine comporte de 20 à 25 plantes.

Le deuxième repiquage en pots de 10 cm se fait du 28me au 30me jour, en plants isolés. On procédera de même pour toutes les expériences.

Deux séries d'observations sont faites : la première le 24me ou le 28me jour (moyenne sur 20 à 25 plantes), la deuxième entre le 48me et le 50me jour (moyenne sur 10 à 20 plantes selon la place disponible dans la serre et les chambres).

Elles portent sur : hauteur et diamètre de la tige, nombre de feuilles et longueur de la plus grande feuille, poids frais et poids sec. Pour les plantes examinées au 48me jour, on dénombre en plus les bouquets floraux et le numéro de la feuille (en commençant par le bas, après les cotylédons) à l'aisselle de laquelle ils apparaissent.

Les résultats enregistrés sont consignés dans les tableaux III et IV qui donnent le chiffre moyen et dans certains cas les chiffres extrêmes ; pour les petites plantes, les mesures de poids frais et poids secs ont été faites sur l'ensemble du lot et le chiffre moyen pour une plante a été calculé.

Les diagrammes annexés fig. 4, 5 et 6 reproduisent certaines données les plus importantes.

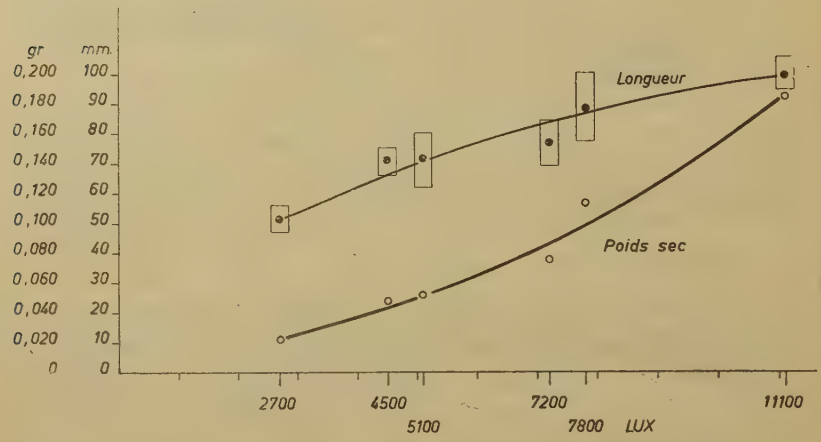


FIG. 4. — Longueur des plus grandes feuilles en mm. et poids sec en mgr. des parties aériennes de Tomates Joffre, après 24 jours de culture et sous diverses intensités de lumière artificielle (Photopériode 16 h.).

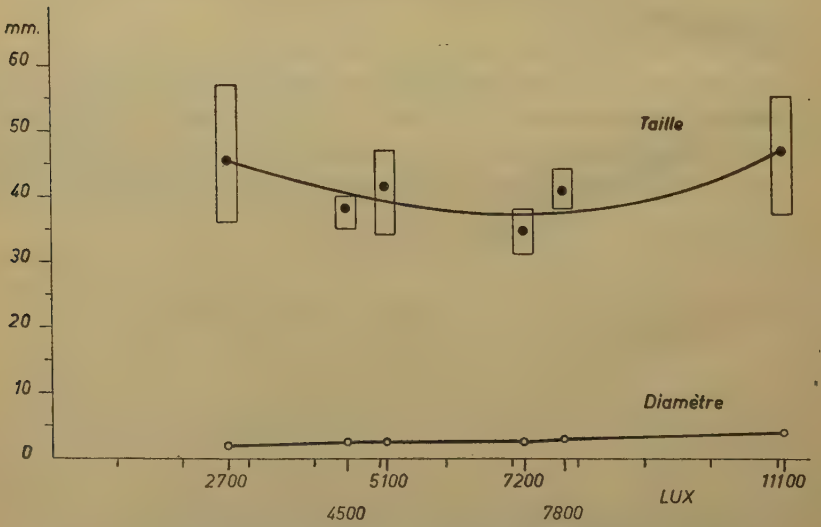


FIG. 5. — Taille et Diamètre (en mm.) de plantes de Tomates Joffre, après 24 jours de culture, sous diverses intensités de lumière artificielle. (Photopériode 16 h.).

Discussion des résultats :

1) Les données biométriques (taille exceptée) sont proportionnelles aux intensités d'illumination, qu'elles soient prises au 24me ou au 48me jour.

2) Elles apportent une nouvelle vérification, qu'une intensité de 5.000 Lux est le minimum *suffisant* pour obtenir, après 24 à 28 jours, des plantules de Tomates robustes et susceptibles de supporter le deuxième repiquage en pots individuels.

En réalité pendant les 24 premiers jours, les principales données biométriques : diamètre des tiges, nombre et longueur des feuilles, poids sec, sont fort comparables dans les limites $\pm$ 4.500 à $\pm$ 7.200 Lux. Ce qui permet de conclure que, pendant les premiers jours, il n'est pas nécessaire de donner un éclairement plus considérable que $\pm$ 5.000 Lux.

3) *Au* 24me *jour*, les différences les mieux marquées entre les plantules, sous diverses intensités, concernent principalement la longueur (donc la surface) des feuilles ainsi que le poids sec des parties aériennes (Fig. 4).

4) En ce qui concerne la hauteur des tiges, il semble qu'un facteur d'étiolement ait joué dans les basses intensités d'éclairement, à 2.700 Lux notamment (Fig. 5).

Si notre interprétation est correcte et répond aux faits physiologiques il doit y avoir également sous 5.100 Lux un peu de l'étiolement marqué nettement en 2.700 Lux.

5) *Au* 48me *jour*, la taille et le diamètre des tiges (tableau V et Fig. 6) comme leurs poids frais et poids secs présentent des valeurs qui sont proportionnelles à l'intensité lumineuse.

Le nombre de feuilles va de 11 à 18 en fonction de l'intensité lumineuse reçue ; toutefois, entre 4.500 et 7.200 Lux, le nombre moyen se maintient à 14 feuilles.

Le nombre, comme la longueur de la plus grande feuille sont particulièrement inférieurs sous 2.700 Lux.

Les poids secs des tiges, feuilles, racines (donc le poids sec total) varient aussi avec la quantité de lumière reçue. L'état de croissance des plantes cultivées sous diverses intensités est fort bien traduit par les poids secs respectifs et nous permet

un essai de calcul du rendement en poids sec en fonction de l'énergie lumineuse distribuée.

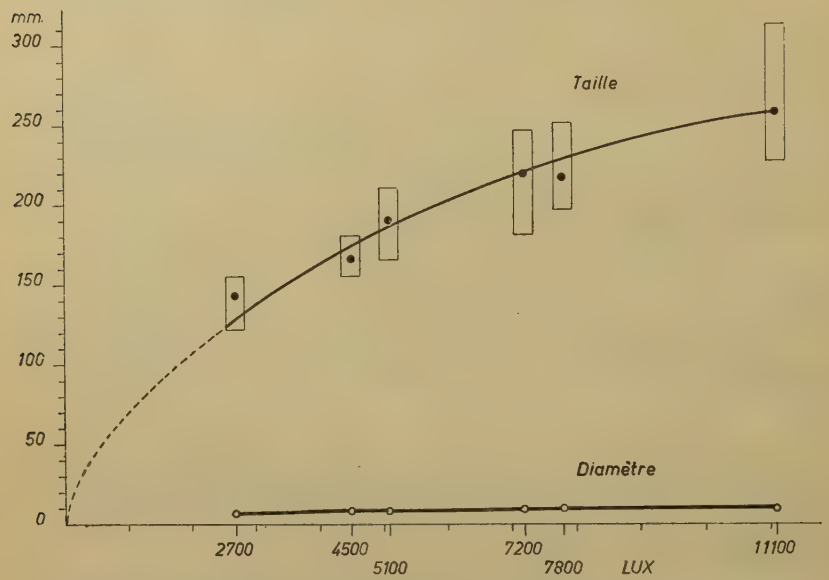


Fig. 6. — Taille et Diamètre des tiges de Tomates après 48 jours de culture en fonction de l'intensité de l'éclairement artificiel. (Photopériode 16 h.)

Si on considère comme établi à 100 le poids sec sous 11.100 Lux, on aura les chiffres de la 3me colonne du tableau V qui représentent le pourcentage obtenu par rapport au maximum enregistré. Si l'on calcule le rendement en poids sec par 1000 Lux sous les diverses intensités, on aura les chiffres reproduits dans la 4me colonne du tableau

Tableau V.

Intensité lumineuse en Lux	Poids secs par plante	Poids secs par rapport à celui de la 1re ligne établi à 100	Rendement en poids sec par 1000 Lux sous les différents éclairements.
11.100	6.2	100	0,56 gr
7.800	5.10	82,2	0,66 gr
7.200	4.24	68,3	0,59 gr
5.100	2.91	47	0,57 gr
4.500	2.28	36,7	0,55 gr
2.700	0.756	12,2	0,28 gr.

Sauf pour l'intensité 7.800 Lux, on peut dire qu'à partir de 4.500 Lux et jusque 11.100 Lux le rendement en poids sec par 1000 Lux fournis est sensiblement le même. Mais sous 2.700 Lux, le rendement est nettement inférieur.

A 7.800 Lux correspond un maximum de rendement qui diminue si l'on éclaire moins ou si l'on éclaire plus intensément. Il semble donc que dans les conditions climatiques du Phytotron et sous éclairage Phytor, l'optimum de rendement au 48e jour, par 1000 Lux fournis, soit obtenu sous 7.800 Lux.

6) Le déficit de rendement en-dessous de 4.500 Lux se marque d'ailleurs par le retard ou même par l'arrêt dans le développement ; il n'y a pas de bouquet floral formé sous 2.700 Lux après 48 jours, tandis qu'il y en a un, deux ou trois sous les éclairages plus puissants (1).

2.700 Lux :	0	bouquet floral
4.500 Lux :	1	bouquet floral
5.100 Lux :	1 à 2	bouquets floraux
7.200 Lux :	2 à 3	bouquets floraux
7.800 Lux :	2 à 3	bouquets floraux
11.100 Lux :	3	bouquets floraux

Les plantes sous les trois valeurs d'éclairement 7.200-7.800-11.100 sont comparables au point de vue de leur développement ; car si toutes les plantes ont trois bouquets floraux sous 11.100 Lux, sous 7.800 les 2 /3 en ont trois ; sous 7.200 Lux le 1 /3 seulement en a trois, mais celles qui en ont deux n'ont que quelques jours de retard. La différence de 3.300 Lux entre les deux intensités d'éclairement n'a pas produit de plantes physiologiquement différentes.

D'autre part, sous ± 4.500-5.000 Lux, l'induction sexuelle se produit effectivement mais avec plus de lenteur ; sous 2.700 Lux, il ne semble pas que cette induction se réalise dans des délais normalement acceptables.

(1) Les bouquets floraux apparaissent à des niveaux constants sur la tige de Tomate : le premier bouquet à la 9e ou 10e feuille, le second à la 13e ou 14e, le troisième à la 17e ou 18e.

Nous avons exprimé nos résultats en Lux bien que, nous l'avons dit, ce mode de mesure et d'expression soit inévitablement entâché d'imprécision. Nous avons tenté d'introduire la mesure de l'intensité lumineuse dans le cadre des mesures d'énergie en ergs/cm²/ seconde avec les données existantes pour les lampes fluorescentes et nous remercions M. M. HOTTERBEEX d'avoir bien voulu étudier ce problème.

Il s'exprime comme suit :

« Les données pour chaque lampe sont :

1) La courbe de répartition spectrale.

2) Les mesures prises aux Luxmètres dans une position déterminées, toujours la même, au centre du rayonnement et à 30 cm. de distance.

Le problème de transformer les mesures des Lux en erg/cm²/ seconde est simple dans le cas d'une raie. On se sert de la notion d'équivalent énergétique de la lumière (1).

Le rayonnement étant continu dans le problème qui nous occupe, nous avons cherché à définir un coefficient K(TL) qui jouerait le même rôle que k dans la formule I. Ce coefficient ne dépend donc plus de la longueur d'onde, mais bien de la nature de la lampe, c'est-à-dire de sa courbe de répartition spectrale.

Les principes qui nous ont guidé dans l'établissement de K(TL) sont :

1) Transformation des courbes de répartition en fonctions en escaliers dans des intervalles où les coefficients k (λ) sont déterminés et uniques.

2) Chaque coefficient $k(\lambda)$ contribuera à K(TL) comme le rapport de la surface auquel il correspond et de la surface totale. La somme des contributions donne K(TL) compris comme $k(\lambda)$ entre 0 et 1.

(1) HAUTOT, Cours de l'année académique 1952-1953 à l'ULg et BRUHAT, Électricité. La formule donnée est $\theta\lambda = k(\lambda)W\lambda(I)$ où $k(\lambda)$ est un coefficient dépendant de la longueur d'onde, et est obtenu expérimentalement (voir tableau et courbe).

Les coefficients ont été calculés jusque la 3me décimale. Les lacunes de cette méthode sont évidentes : tout d'abord les émissions dues aux raies de Hg sont représentées sur le graphique par des surfaces dont le rapport avec la surface totale est douteux. D'autre part, la rectification des courbes de répartition et l'emploi des $k(\lambda)$ amènent aussi des erreurs. Cependant, quelques comparaisons des K(TL) sont possibles et montrent qu'en travers des erreurs déjà signalées les K(TL) traduisent bien le rapport énergétique de la lumière pour les tubes lumineux en question, en tenant compte du fait que *seule* l'énergie du spectre visible est calculée et que tout l'apport des U.V. et des infrarouges est négligé.

Ces dernières déterminations seront faites au moyen d'un thermo-couple étalonné qui nous permettra de compléter les données énergétiques figurées au tableau.

Les coefficients K (TL) des tubes dénommés Bleu, Vert ou Rouge correspondent à des K(λ) situés dans les bandes Bleue, Verte, ou Rouge. Il en est de même pour les autres tubes.

D'autre part, les mesures effectuées sont de l'ordre de 10^3 et les nombres sont calculés à une unité près. Différents modes de calcul (tel un autre découpage ou un calcul séparé des contributions des raies de Hg) permettent d'apprécier l'erreur comme étant de l'ordre de un pourcent.

En conclusion, nous pouvons donc estimer que les K(TL) s'ils ne permettent pas une mesure de précision des rayonnements en sont cependant une évaluation plus que satisfaisante pour les desiderata des travaux actuels. »

La conclusion de cette série expérimentale est donc nette ; sous 4.500 à 5.000 Lux de lumière Phytor III, distribuée pendant 16 heures par jour, l'induction sexuelle se produit chez la Tomate Joffre ; mais cette intensité lumineuse représente le minimum nécessaire.

Il est intéressant maintenant de comparer les Tomates Joffre, cultivées sous lumière artificielle du Phytor III et sous lumière

naturelle, toutes autres conditions climatiques étant égales dans la serre du Phytotron et à différentes époques de l'année. *(à suivre, voir deuxième Note).*

Institut de Botanique — Université de Liège,
et Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I.R.S.I.A.).

BIBLIOGRAPHIE

1. R. Bouillenne et M. Fouarge. Étude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent pour la culture en serre. *Bull. Hort. Liège*, **8**, 3, mars 1953.
2. R. Bouillenne et M. Fouarge. Comparaison de divers systèmes d'éclairage artificiel appliqués à la culture des tomates. *Bull. Hort. Liège*, **9**, 2, février 1954.
3. R. Bouillenne et M. Fouarge. Quelques considérations sur l'application de la lumière froide dans la culture des tomates. *Revue horticole*, Paris, 2198, mars-avril 1954.
4. R. Bouillenne et M. Fouarge. La lumière artificielle en horticulture. Les tubes Phytors adaptés à la croissance des végétaux. The Report of the XIVth International Horticultural Congress, Netherlands, 1955.
5. E. K. Gabrielsen. Influence of light of different wave-lenghts on photosynthesis in foliage leaves. Physiologia Plantarum, **1**, 113-123, 1948.
6. W. H. Hoover. The dependance of carbone dioxide assimilation in a higher plant on wave lenght of radiation. Smithsonian Misc Coll., **95**, 21, 1937.
7. Specification of Radiant Flux and Radiant Flux Density in Irradiation of Plants with Artificial Light. Communication of the Committee on Plant Irradiation of the « Nederlandse Stichting voor Verlichtingskunde ». *Journal of Horticul Sciences*, **28**, 3, juillet 1953.
8. E. C. Wassink et C. van der Scheer. A Spherical radiation meter. *Mededel. van de Landbouwhogeschool te Wageningen Nederland.* Deel **51**, 9, 175-183, 1951.

Extrait du Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège
N° 4 — 1956

La biochimie des plastides

(Nature chimique et fonctions biochimiques)

par N. M. SISSAKIAN
Membre-correspondant de l'Académie des Sciences de l'URSS.

présenté par MADAME BOUILLENNE

La biochimie a parcouru un grand chemin dans son développement. Aucune branche des sciences naturelles n'a joué un rôle aussi important dans la connaissance des processus vitaux que la biochimie.

Née au sein de la physiologie et de la chimie organique, s'appuyant sur les succès de la physique et de la chimie, la biochimie s'est formée en tant que discipline scientifique autonome, à l'époque où les biologistes n'ont pu se contenter des méthodes descriptives habituelles et quand ils se sont intéressés de plus en plus à la nature des lois internes du développement des êtres vivants. Enrichie par les données de la physique et de la chimie et par les progrès de la physiologie, la biochimie a cherché, dès le début, à établir des règles quantitatives et à expliquer la spécificité qualitative du chimisme des phènomènes de la vie.

Ceci a abouti à la création de méthodes de recherches proprement biochimiques et a conditionné les progrès ultérieurs de cette branche de la science ainsi que sa pénétration dans les domaines scientifiques voisins. Au fur et à mesure de son développement, la biochimie s'enrichissait de nouvelles méthodes en même temps que le domaine des recherches biochimiques s'élargissait et que sa façon d'aborder la connaissance du chimisme des corps vivants s'approfondissait. On sait que la biochimie, au moment de sa formation, se bornait principalement à étudier d'une façon sommaire la composition chimique de l'organisme tout entier, de ses organes, tissus et humeurs. Ces recherches ont renforcé nos idées sur le caractère d'unité du chimisme qui se trouve à la base de tous les

êtres vivants et qui se manifeste cependant par des formes multiples.

La première moitié du XX^me siècle est caractérisée par le développement de la biochimie en tant qu'explication de la nature des processus régissant les fonctions physiologiques les plus importantes de l'organisme : respiration, fermentation, contraction musculaire, processus de secrétion et d'excrétion.

Des résultats importants ont été obtenus dans l'étude du mécanisme des synthèses biochimiques fondamentales, dans l'éclaircissement de la nature de l'action des systèmes polyenzymatiques etc. Tout ceci a conduit à l'établissement du principe de la liaison réciproque de tous les chaînons des processus du métabolisme.

Cet approfondissement des recherches biochimiques a mis en valeur la nécessité de différencier de plus en plus les objets à étudier. WARBURG a été le premier à proposer d'employer dans les recherches biochimiques des coupes de tissus. Les expériences avec ces coupes ont donné un matériel précieux à la biochimie, mais ce système permet seulement d'observer les résultats des réactions, tandis que le biochimiste s'intéresse surtout aux diverses étapes de ces réactions. La préparation des homogénats de tissus proposée par POTTER a rendu possible l'étude des étapes successives des réactions au moyen de leur isolement de la chaîne générale par une méthode quelconque.

Cependant, toutes ces recherches ne portent encore que sur l'étude des processus sommaires se produisant dans la cellule.

A notre époque, on voit déjà se dessiner une tendance nette à une différenciation encore plus grande de l'objet des recherches par l'étude biochimique des organites cellulaires isolés. Il n'est pas douteux que l'approfondissement de ce genre de travaux aboutira à créer, pour ainsi dire l'« anatomie biochimique » de la cellule et à établir la topographie des fonctions biochimiques à l'intérieur de la cellule par la connaissance du rôle fonctionnel de ses différents éléments structuraux. Le développement de ces recherches a été surtout déterminé par l'emploi en biochimie de la méthode de la centrifugation différentielle, par celle des isotopes, par la chromatographie, la microscopie électronique et les basses températures.

Cette voie progressive d'une différenciation structurale toujours croissante de l'objet de la recherche biochimique conduit à un approfondissement de nos idées sur le chimisme, mais elle

peut en même temps éloigner le chercheur de la connaissance des fonctions de l'organisme dans son entièreté. Il est tout naturel que les lois établies pour les structures isolées ne puissent pas mécaniquement être appliquées à la cellule et à l'organisme entier, bien que l'étude de ces lois nous rapproche de la connaissance des fonctions de l'organisme complet.

De plus, il ne faut pas perdre de vue, pour éclaircir la nature des processus biochimiques propres aux différents organismes vivants, l'énorme importance que revêt la connaissance de la biologie du développement de l'organisme. Il est, par exemple, difficile d'apprécier la composition chimique ou les fonctions biochimiques de différents organites cellulaires sans tenir compte des phases, des étapes, des stades de développement de l'organisme. Les changements qui s'opèrent au cours du développement touchent naturellement à toutes les propriétés et fonctions : éléments de composition chimique, activité des systèmes enzymatiques, etc.

Au cours de ces dernières années les recherches fondamentales faites dans le laboratoire que nous dirigeons à l'Institut de Biochimie A. N. Bach de l'Académie des Sciences de l'URSS ont été consacrées à l'étude des fonctions biochimiques des structures protoplasmiques.

Ces recherches ont porté aussi bien sur les matériaux d'origine végétale que sur ceux d'origine animale. Il est difficile de passer succintement en revue tous les aspects de ces recherches, d'autant plus que plusieurs d'entr'eux se trouvent encore à une étape telle que nous ne pouvons pas en tirer des conclusions nettes. Pour cette raison, je ne m'arrêterai donc que sur certains résultats des travaux concernant l'étude de la biochimie des plastides.

A. — La génèse et la structure des plastides

Les plastides sont des organites hautement différenciés et spécialisés de la cellule végétale.

Nous sommes séparés par un espace de presque 300 ans de l'époque où Loewenhook, pour la première fois, dans sa lettre à la Société Royale de Londres, a décrit les résultats de ses observations sur les chloroplastes spiralés de Spirogyra.

Dans l'histoire de l'étude des chloroplastes, on peut distinguer deux étapes principales. A la première étape, qui comprend

plus de deux siècles, se rapportent les études sur les chloroplastes à l'intérieur de la feuille, études qui aboutirent à l'établissement de leur rôle important dans les processus de photosynthèse. La seconde étape, c'est l'étude des chloroplastes isolés, l'établissement de leurs fonctions multiples dans l'activité vitale de l'organisme végétal.

Les plastides et les chloroplastes sont des structures protoplasmiques d'un diamètre de 4 à 30 μ. La chlorophylle est répartie dans les chloroplastes non pas d'une façon uniforme, mais concentrée dans des grains (grana). D'après les résultats des recherches au microscope électronique, les grains se disposent dans les chloroplastes en colonnes (en paquets), et chaque grain se compose à son tour d'une série de lamelles submicroscopiques. Le stroma a également une structure en lamelles, mais ses couches sont moins régulières que celles des grains.

D'après les résultats de la détermination de leur composition chimique sommaire, les chloroplastes contiennent : des protéines (35-54 %) ; des lipides (18-37 %) ; des acides nucléiques (0,3-3,5 %) ; des cendres (6,4-12 N) ; de la chlorophylle (3,5-5,4 %) et du carotène (0,2-0,4 %). Dans les leucoplastes, la quantité de protéines est moindre, et le taux des lipides varie à peu près dans les mêmes limites ; le taux des acides nucléiques dans les leucoplastes est un peu inférieur à celui qu'on trouve dans les chloroplastes. Pour les chromoplastes on a trouvé que les rapports entre les protéines et les lipides sont quelque peu différents. Leur taux en protéine varie de 20 à 33 % et celui des lipides de 42 à 59 %. Les chromoplastes contiennent encore moins d'acides nucléiques que les leucoplastes ; leur teneur en carotène est de 0,6 à 4,4 %. De plus, dans les chloroplastes on a trouvé une localisation préférentielle de plusieurs vitamines : acide ascorbique, vitamine K, vitamine B^1, riboflavine, acide nicotinique, vitamine E. Nos travaux ont également démontré la présence du coenzyme A (CoA) dans les plastides.

Selon l'opinion de la plupart des savants, il existe une intime liaison entre les mitochondries et les plastides dans les végétaux. Le tableau cytologique de cette liaison a été étudié en détails pour la premiète fois par G.A. Lévitzki et ensuite par A. Guillermond ainsi que par d'autres auteurs qui ont démontré l'ordre régulier de la transformation des mitochondries en plastides. G.A. Lévitzki croyait même qu'on ne pouvait que tout-à-fait artificiellement tracer une frontière quelconque entre les plastides et les mito-

chondries plus grosses. D'après Lévitzki, les mitochondries commencent à une certaine étape de leur développement à produire de l'amidon à leur intérieur, en prenant en même temps la forme de plastides.

Il est vrai qu'en reconnaissant le principe selon lequel les mitochondries sont génératrices des plastides, on ne résout pas le problème de l'origine de ces dernières, mais on lui substitue le problème de l'origine des mitochondries qui, à l'heure actuelle, ne peut être considéré comme définitivement résolu. Cependant, il est tout-à-fait probable que les idées sur l'origine des mitochondries, partant d'une granulosité encore plus petite du protoplasme formulées par S.G.Navachine et développées par J. Brachet et d'autres ont une certaine valeur positive.

La liaison dynamique des microsomes avec les mitochondries et celle des mitochondries avec les plastides rend pratiquement presqu'impossible l'obtention de ces diverses structures à l'état individuel sans aucun mélange. Quant à l'emploi de plusieurs lavages pour isoler les structures cellulaires, bien que ceci permette d'obtenir un matériel plus ou moins homogène, la méthode agit sans aucun doute sur la composition chimique et les fonctions enzymatiques des éléments structuraux isolés. On conçoit donc que la notion de la « localisation » des enzymes sur les formations structurales ne puisse avoir de valeur absolue, et on est obligé de parler de la localisation *préférentielle* des systèmes enzymatiques sur des structures déterminées. On croit ordinairement que telle ou telle propriété biochimique déterminée est liée à telle ou telle structure également déterminée si, dans une structure donnée, la fonction biochimique est concentrée à un plus fort degré que dans le tissu entier.

B. — Activité enzymatique des plastides

Les idées selon lesquelles les plastides possèdent une activité enzymatique polyvalente nettement exprimée et que, dans un certain sens, elles représentent un genre spécial de « dépôts » d'enzymes dans la cellule végétale, ont été développées sur la base des recherches expérimentales faites au cours des dix dernières années (Sissakian N.M., 1951). Il est indispensable de noter que, déjà depuis longtemps, on a fait, à plusieurs reprises, des tentatives pour

déterminer l'activité des enzymes dans les différentes formes de plastides. Cependant, sauf quelques rares exceptions, ces tentatives ont échoué.

Les premiers renseignements épars sur la présence de différents enzymes dans les plastides ont été obtenus par Neish (1939) et Krossing (1940). Cependant, leurs travaux ne donnaient pas encore d'idées nettes sur l'activité enzymatique des plastides. Un développement fécond de ces recherches n'a été possible qu'après l'emploi de la méthode de centrifugation différentielle.

Le développement ultérieur de ces recherches a mis en lumière les causes des premiers échecs. En effet, les premiers savants qui ont étudié les propriétés enzymatiques des plastides ne tenaient pas compte de l'état des enzymes dans ces dernières. Les travaux faits dans ce sens dans notre laboratoire ont montré que les actions qui troublent l'état naturel des enzymes dans les plastides (par exemple, la congélation, l'autolyse, le changement de la concentration osmotique, la déshydratation, etc.) contribuent à faire sortir des plastides des enzymes tels que, par exemple, la protéase et l'invertase.

Il faut noter que, lorsque la liaison des enzymes avec le complexe protéinique est rompue, l'augmentation de l'activité est loin d'être observée pour tous les enzymes. Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne les enzymes pour lesquels il a été établi que leur action catalytique ne peut se manifester qu'en présence de structures déterminées et qui ne peuvent pas en être séparés. Ainsi, par exemple, la rupture de la liaison entre la cytochromoxydase et les formations structurales de la cellule (plastides, mitochondries) conduit à une perte totale de son activité enzymatique.

Sans entrer dans une analyse profonde des causes de la dépendance de l'activité de certains enzymes à l'égard de leur liaison avec les protéines structurales, il faut cependant faire remarquer que le degré de cette liaison a certainement une importance décisive pour la manifestation de l'activité catalytique des enzymes. Le développement ultérieur des recherches dans cette direction a permis de formuler l'idée que la liaison du ferment avec le complexe protéinique des plastides peut revêtir tout au moins deux types — labile et stable. Le type labile est troublé par des formes douces d'action, comme, par exemple, lors des changements de la concentration smotique du milieu; et le type stable, seulement lors des actions plus fortes, comme, par exemple, après une auto-

lyse prolongée. Il est intéressant de noter que le type de la liaison de l'enzyme peut varier, dans les conditions naturelles, au cours du développement ontogénétique de l'organisme ou sous l'influence d'actions extérieures déterminées. Ainsi, lorsqu'on trouble l'état de repos des racines ou des tubercules, ou lorsqu'on pratique l'étiolement ou la congélation des plantes, on observe une augmentation considérable des enzymes à liaison faible. Par contre, la photosynthèse contribue à une stabilisation de la liaison. Il a été établi par nos recherches que le déliement de la liaison des enzymes (par exemple, de l'invertase) se produit également au cours de la conservation des organes où se déposent les substances de réserve des plantes.

Tableau 1

Modification de la stabilité de la liaison de l'invertase avec le complexe protéique des plastides

Caractère de la liaison	Quantité d'invertase (%) (d'après l'activité)	
	septembre	décembre
libre	14,28	33,58
liaison instable	32,25	43,54
liaison stable	53,35	32,88

Comme on le voit sur le tableau 1, déjà après une conservation de quatre mois, le caractère de la liaison de l'invertase se modifie dans le sens de l'augmentation de la quantité d'enzyme libre et faiblement lié aux dépens de la diminution de l'enzyme solidement lié.

Cette idée a également été partagée par d'autres auteurs. Ainsi, Goddard D.R. et Stafford H.A. reconnaissent que les structures cellulaires, telles que noyaux, mitochondries et plastides, contiennent deux types d'enzymes. Les uns sont fortement liés avec les composants structuraux et ne peuvent pas passer dans le milieu acqueux; les autres sont faiblement liés et passent dans la solution, la liaison avec les structures étant facilement rompue.

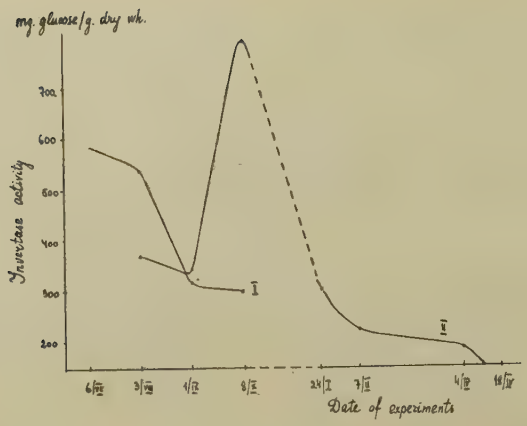


Fig. 1. — Changements dans l'activité de l'invertase des chloroplastes et des leucoplastes au cours du développement de l'organisme :

I — dans les chloroplastes
II — dans les leucoplastes.

Pour caractériser l'activité enzymatique des plastides, il est très important de tenir compte de la variabilité de l'activité des enzymes dans le cycle vital du développement de l'organisme. L'activité enzymatique dans les plastides des différents types, subit au cours du développement des changements réguliers. Ainsi, comme on le voit sur la fig. 1, l'activité de l'invertase dans les chloroplastes baisse au fur et à mesure du vieillissement des feuilles de la betterave à sucre, tandis que, dans les leucoplastes des racines de cette plante, son activité, au contraire, augmente considérablement au fur et à mesure de la tubérisation. Pendant la période suivante, la racine étant formée et mise en repos, il se produit une chute progressive de l'activité enzymatique dans les leucoplastes. Les changements de l'activité enzymatique des plastides qui se produisent au cours du cycle vital de l'organisme peuvent être expliqués non seulement par la néoformation de l'enzyme ou la perte de son activité, mais aussi par le passage des enzymes des plastides sur d'autres éléments cellulaires à la suite d'échanges métaboliques interstructuraux dus à un affaiblissement des liaisons avec la structure des plastides. Comme nous l'avons dit, c'est justement pendant la période de repos qu'a lieu une labilisation progressive et très nettement accentuée de la liaison

des enzymes avec les protéines des plastides, et en même temps, on observe une diminution de l'activité enzymatique.

Les causes de l'apparition ou de la perte des fonctions enzymatiques connectées aux structures cellulaires sont déterminées par l'état physiologique de l'organisme ainsi que par toutes les conditions qui, en fin de compte, déterminent le sens des processus biochimiques.

Lorsqu'on caractérise l'activité enzymatique des plastides, il est important de tenir compte des artifices possibles. Un exemple en est fourni par la détermination de l'activité de la cytochromoxydase dans les plastides. Certains auteurs (Du Buy H.J.J.) croyaient que l'activité cytochromoxydasique se rencontrait au même degré dans les mitochondries et dans les chloroplastes, tandis que Clendon H.Mc. ainsi que Jagendorf A.T. et Wildman S.G. sont arrivés à la conclusion que l'action cytochromoxydasique n'est propre qu'aux mitochondries. Une vérification expérimentale des causes de cette controverse faite dans notre laboratoire a établi, comme on le voit d'après la fig. 2. (N.M.Sissakian et I.I. Philippo-

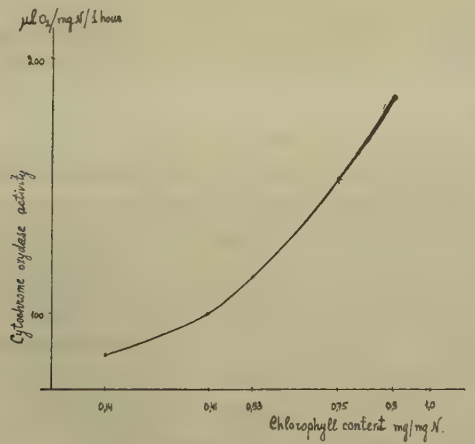


Fig. 2. — Relation entre l'activité de la cytochrome oxidase et le contenu en chlorophylle des structures isolées.

vitch, 1956) que l'activité cytochromoxydasique se rencontre spécifiquement dans les chloroplastes et se trouve en rapport direct avec le taux de la chlorophylle. On a vu que Jagendorf et Wildman, dans leurs expériences, ne tenaient pas compte de la possibi-

TABLEAU 2

Activité enzymatique des plastides

Enzymes	Plastides			Références
	Chloro-plastes	Chromo-plastes	Leuco-plastes	
Invertase	+	+	+	Krossing (1940), Sissakian & Kobyakova (1948)
Amylase	+	+	+	Krossing (1940), Sissakian & Kobyakova (1948)
Protéase	+	+	+	Sissakian & Kobyakova (1948)
Polyphenoloxidase	+	+	+	Sissakian & Kuvaieva (1948) Arnon (1948, 1949), Ducet & Rosenberg (1949)
Cytochrome oxidase	+	+	+	Sissakian & Filippovich (1949), Ducet & Rosenberg (1949), Du Buy, Woods & Lackey (1950)
Lipoxidase	+	+	+	Sissakian (1955)
Glycolic acid oxidase	+			Kolesnikov (1950), Tolbert & Cohen (1953)
Peroxidase	+	+	+	Sissakian & Kuvaieva (1948)
Catalase	+			Neisch (1939)
Dehydrogenases	+	—	+	Sissakian & Chamova (1949)
Hydrogenase	+			Boichenko (1947, 1948)
Phosphorylase	+		+	Sissakian & Kobyakova (1948), Yin (1948), Peach & Kraeh (1952)
Phosphoglucomutase	+			Sissakian & Kobyakova (1949)
Carbon anhydrase	+			Neisch (1939)
Chlorophyllase	+			Krossing (1940), Sironval (1954)
Lecithinase	+			Kates (1953, 1954, 1955)
Ribonuclease	+			Sissakian & Odintsova (1956)
Multienzyme systems involving Hill reaction	+			Vishniac (1953), Arnon (1951), Vishniac & Ochoa (1953)

TABLEAU 2 (*suite*)

Enzymes	Plastides			Références
	Chloro-plastes	Chromo-plastes	Leuco-plastes	
Photosynthetic phosphorylation	+			Arnon, Allen & Whatley (1954), Ohmura (1955)
Krebs cycle and oxidative phosphorylation	+			Sissakian & Mosolova (1954) Ohmura (1955), Smillie (1955)
Peptide bond synthesis	+			Sissakian & Filippovich (1955)
Higher aliphatic acid synthesis	+			Sissakian & Smirnov (1956)
Phospholipid synthesis	+			Sissakian & Smirnov (1956)

lité d'une action inhibitrice des produits d'oxydation des polyphénols sur l'activité de ce ferment. Comme l'ont démontré nos recherches, la quinone exerce une action inhibitrice sur l'activité de la cytochromoxydase, en la faisant baisser de 2-3 fois.

Les efforts des auteurs, travaillant dans des laboratoires différents, ont abouti à prouver, non seulement l'existence d'enzymes déterminés dans les plastides, mais également leur localisation préférentielle sur ces structures. Le tableau 2 donne une idée de la variété des systèmes catalytiques dans les différents types de plastides. Ce tableau montre que les chloroplastes sont plus riches en fonctions biochimiques que les chromoplastes et les leucoplastes. L'ensemble des faits expérimentaux et des observations prouve que les plastides possèdent des fonctions polyenzymatiques très nettes. Dans ces structures, des enzymes différents sont concentrés; il s'y produit également des synthèses biochimiques diverses.

Non seulement la richesse des plastides en systèmes enzymatiques variés témoigne de la concentration préférentielle des enzymes dans les plastides, mais oblige à admettre la possibilité de leur synthèse dans ces structures.

C. — Les protéines et le métabolisme protéinique des plastides.

L'attention particulière qu'on porte aux recherches sur les protéines des plastides résulte principalement de deux circonstances. Premièrement, les protéines dans les chloroplastes se trouvent en état de liaison avec la chlorophylle; il est donc naturel d'admettre qu'elles participent aux réactions de photosynthèse, et, deuxièmement, c'est dans les plastides que sont concentrés les divers enzymes dont la présence conditionne la multitude des fonctions biochimiques de ces structures. D'après les données de Menke, de Neish, de Vetcher A.S. et d'autres auteurs, les protéines constituent 42-55 % du contenu des chloroplastes d'épinards, de trèfle et de luzerne Les leucoplastes d'après les données de notre laboratoire (Sissakian, Mélik-Sarkissian, Besinger, 1952) sont considérablement moins riches en protéines que les chloroplastes. Ainsi, dans les chloroplastes de la betterave à sucre le taux de protéine est de 41 %, et dans les leucoplastes des racines de la plante il n'atteint que 15-17 %. La nature des protéines des plastides et leurs propriétés ne sont pas encore suffisamment étudiées, car l'obtention des protéines individuelles des plastides à l'état pur présente des difficultés considérables. Ceci s'explique principalement par le fait que les protéines des plastides possèdent une faculté exceptionnelle de former des complexes. Elles réagissent activement avec des lipides, les acides nucléiques, les pigments, les hydrates de carbone, les différents éléments minéraux et plusieurs autres composés, ce qui aboutit à la formation de différents complexes accusant une solidité variable de la liaison entre la protéine et la partie non protéinique. Ceci crée des difficultés lors du passage à l'état soluble et de l'extraction des protéines et, par conséquent rend difficile leur purification et leur étude. Probablement c'est en rapport avec ce fait que Menke, encore en 1928, croyait que près de 80 % de protéines des chloroplastes sont insolubles dans l'eau, les acides et les alcalis.

En extrayant les composés protéiniques des plastides, nous rompons artificiellement le complexe naturel dont elles font partie. Il est donc certain que, suivant la méthode employée, on n'isole que l'une de l'autre partie du complexe général. Mais il ne faut pas perdre de vue qu'au cours de l'obtention des composés protéiniques, grâce à la faculté de réaction exceptionnelle des protéines

mêmes, il peut se créer des complexes nouveaux, artificiels, fait qu'il faut toujours avoir en vue lors de recherches sur les protéines de l'organisme.

Plusieurs auteurs ont essayé d'isoler les complexes protéiniques de différentes plantes, sans troubler l'intégrité de ces complexes. Ainsi, Stoll, Wiedemann, Ruegger (1941) ont obnu un composé protéinique qu'ils ont appelé chloroplastine, en partant de 30 espèces de plantes différentes. Le poids moléculaire de ce composé déterminé par l'ultracentrifugation, était de 5.10^6. La chloroplastine extraite d'Aspidistra contenait près de 60 % de protéine, 21 % de lipides et 8 % de pigments.

Cependant, le grand poids moléculaire de ce composé provoquait naturellement des doutes sur sa pureté. Il est possible que la chloroplastine soit un aggrégat artificiel né au cours de l'extraction.

Plus tard, Takashima (1952) a isolé des feuilles de trèfle une chlorophylle-lipoprotéinique cristallisable. Le poids moléculaire de ce composé déterminé osmométriquement est égal à 19200. Suivant cet auteur, pour une molécule de protéine, il y aurait deux molécules de chlorophylle. Le taux des lipides dans ce complexe serait de 38.8 %, celui de l'azote 8.5 %, de cendre 3.9 %. Spikes, Lamry, Anderson (1954) ont isolé la chlorophylle-lipoprotéine de Takashima de 30 espèces de plantes. Spikes, Lamry et Fugii (1955) ont étudié les propriétés spectrales de ce composé. Sheratt et Evans (1955), après l'hydrolyse de la préparation cristallisée obtenue par eux, selon Takashima, d'une algue, y ont décelé des acides aminés. Cependant, selon A.A. Krasnovski et G.P. Brine, les cristaux obtenus d'après Takashima, sont ceux de la chlorophylle et non pas ceux de chlorophylle-lipoprotéine. Les protéines et les lipides ne sont que des mélanges et des souillures concomittantes.

Au cours de ces dernieres années, on a isolé et fractionné dans notre laboratoire une série de composés protéiniques des chloroplastes et des leucoplastes. On a étudié certaines propriétés physicochimiques des préparations protéiniques obtenues ainsi que leurs changements au cours du développement de l'organisme.

Je m'arrêterai tout d'abord sur l'étude de la composition amino-acide des plastides.

Avant que la biochimie ne se serve de méthodes chromatographiques de recherches, on a établi dans les protéines des plas-

tides la présence de quelques acides aminés seulement. Ainsi, Stoll et ses collaborateurs ont indiqué la présence de l'arginine, de la lysine, de la tyrosine, de la phénylalanine, de l'acide glutamique et de la cystine.

Timm (1942) y a trouvé, de plus, de l'histidine, et Ossipova et Timoféeva (1949) du tryptophane. L'emploi des méthodes chromatographiques dans la chimie des protéines a fortement augmenté nos possibilités. Pour étudier la composition en acides aminés (Sissakian, Besinger, Kouvaéva (1950, 1951), nous avons extrait les protéines des plastides par un alcali alcoolique faible à 0.3 %, en chauffant à 45-50° selon la méthode d'Osborne et Wakeman proposée pour l'extraction des protéines des feuilles. Cette méthode a été tout-à-fait applicable au but que nous nous proposions et nous a permis d'obtenir des protéines d'une grande pureté avec un taux d'azote de 16.7 %. Etant donné qu'il restait dans les plastides une partie de protéines non extraite, nous avons cherché à obtenir des préparations de protéine totale. Celle-ci contenaient 7.7 % d'azote; elles ont été débarrassées des lipides par des solvants organiques, et des acides aminés libres, des hydrates de carbone, des peptides et d'autres composés par une dialyse prolongée.

Il faut dire qu'après ce traitement les éléments inorganiques sont loin d'être éliminés complètement de ces protéines totales, probablement en raison de la solidité de leur liaison avec les substances à hauts poids moléculaires des plastides. Les préparations ainsi isolées ont été examinées ensuite par la méthode de chromatographie sur papier à deux dimensions. Nous avons identifié dans les protéines des leucoplastes provenant des racines de betterave à sucre 20 acides aminés : acides aspartique et glutamique, glycocolle, alanine, valine, leucine, isoleucine, sérine, thréonine, tyrosine, proline, phénylalanine, tryptophane, histidine, lysine, arginine, cystine, et méthionine ainsi que de petites quantités d'oxyproline et d'acide amino-butyrique. Ce dernier acide, inhabituel dans les protéines, s'est peut-être formé à partir de l'acide glutamique au cours de l'hydrolyse.

En dehors de cela, dans les préparations de protéines provenant des leucoplastes, on a toujours décelé un composé inconnu. Sa position sur le chromatogramme développé au phénol est au dessus de l'acide aspartique.

Dans la composition des protéines des chloroplastes (lipoprotéine) provenant des feuilles de la betterave à sucre on a décelé

16 acides aminés. Le tryptophane n'a pas été déterminé dans ces recherches et, à l'opposé des protéines isolées des leucoplastes, l'histidine, l'oxyproline et l'acide amino-butyrique n'ont pas été décelés. Nous n'avons pas fait de réaction spéciale d'histidine.

Ces recherches ont établi que les protéines des différents types de plastides ne diffèrent pas, quant à leur composition en acides-aminés, des protéines ordinaires des plantes et des animaux.

On a vu que la caractéristique de la composition en amino-acides des protéines des plastides, de même que des protéines cytoplasmiques des feuilles est leur teneur relativement élevée en acides aminés principaux. Ceci a été signalé déjà par Chibnall A.C. qui a comparé les protéines des feuilles et celles des grains de maïs. Le fait a été dernièrement confirmé par les travaux de Ossipova, Yemm, Folkes, Fouden, Metzer et par nos propres résultats.

Suivant les données de Chibnall A.C. et de Timm, une étude comparée des protéines du cytoplasme et des chloroplastes des feuilles d'épinards avait montré que, par leur composition en amino-acides, ces protéines diffèrent très peu. Des résultats analogues, prouvant l'identité de la composition en amino-acides des protéines cytoplasmiques et chloroplastiques, ont été obtenus par Yemm et Folkes pour les feuilles d'orge. Cependant, Ossipova et Timoféeva ont trouvé des différences considérables dans la composition quantitative en amino-acides des protéines cytoplasmiques et chloroplastiques des feuilles de betterave. Les protéines des chloroplastes contiennent deux fois plus d'arginine et de cystine et moins d'acides dicarboxyliques que les protéines du cytoplasme. La question de l'existence de différences dans la composition amino-acide des protéines d'origines différentes dans les plantes est très intéressante. Il est surtout intéressant de suivre les variations qualitatives et quantitatives de la composition en amino-acides et les possibilités de resynthèse des protéines au cours du développement.

Pour les plantes, l'existence de changement dans la quantité des acides aminés des protéines a été établi pour la première fois par Kiesel et ses collaborateurs (1936), lors d'une étude des protéines des graines au cours de leur maturation et de leur conservation. Cependant, Yemm et Folkes pour les feuilles d'orge et Founden pour l'algue Chlorella ont montré que les protéines ne changent presque pas leur composition chimique en rapport avec l'âge de la plante. Par contre, Ossipova a trouvé que le taux de la cys-

tine, dans le feuilles de haricots verts, augmente considérablement dans les protéines chloroplastiques au cours de leur vieillissement, tandis que celui de l'histidine, du tryptophane et des acides aminés dicarboxyliques varie nettement. Elle a trouvé également que le manque d'azote modifie non seulement la quantité des protéines dans les chloroplastes, mais également le taux des acides aminés qui y sont contenus. Au cours du jeûne, la quantité de lysine, de tyrosine, d'histidine et des acides aminés dicarboxyliques dans les protéines des chloroplastes des haricots verts diminue. Cependant, le taux de l'arginine reste invariable.

Suivant METZNER (1955), dans les protéines des feuilles de Kalanchoe soumises à une induction photopériodique, la quantitê d'arginine varie également relativement peu, tandis que la quantité de leucine et de tyrosine augmente dans les protéines de la plante induite comparativement aux exemplaires non induits, et le taux de toute une série d'autres acides aminés baisse d'une façon correspondante .Il faut cependant noter que les auteurs en question ont eu affaire dans leurs recherches à un mélange de protéines. Il nous a paru plus juste de résoudre le problème du changement de la composition amino-acide sur un échantillon de composition protéinique homogène. Dans ce but, nous avons utilisé la méthode d'extraction par voie électrophorétique d'une lipoprotéine homogène. Nous avons isolé cette protéine des leucoplastes des racines et des chloroplastes des feuilles de betterave à sucre aux divers stades du développement de la plante (SISSAKIAN, BESINGER, KOUVAÉVA, 1952).

La protéine était extraite du matériel de plastides isolés par l'alcool aqueux acide (ph = 4) et ensuite précipitée au pH = 6. Les différentes préparations de cette lipoprotéine contenaient 10.3-12.7 % N, 1.5 % S; 0.3 % P; 2.3-4.3 % de cendres et près de 7 % de lipides. La quantité de certains acides aminés de la protéine des chloroplastes est représentée sur le tableau 3.

Comme on le voit (SISSAKIAN, BESINGER, GOUMILEVSKAYA, LOUKIANOV 1955), la composition en amino-acides de la protéine provenant des chloroplastes ne reste pas fixe au cours de l'ontogenèse. Pendant que la quantité de certains acides aminés ne varie pas (glycocolle, sérine, cystine ,acide glutamique), le taux des autres varie considérablement (acide aspartique, lysine, alanine). Le taux de l'arginine varie peu.

TABLEAU 3

Variation de la composition en Amino-acide des protéines de chloroplastes pendant le développement de la plante (% *du poids sec*)

Acides aminés	Quantité d'acides aminés dans des préparations porteiniques en		
	Juill. 20	Août 13	Octob. 14
Acide Aspartique	8.7	5.8	6.7
Acide Glutamique	9.3	8.7	9.0
Glycocolle	2.3	2.3	2.6
Alanine	7.3	7.0	5.8
Serine	3.9	3.7	3.9
Threonine	5.9	7.1	5.4
Lysine	9.9	11.2	7.0
Arginine	17.4	—	16.2
Cystine (calculée à partir du S).	—	1.5	1.6

TABLEAU 4

Variation de la composition en acide aminé des protéines de leucoplastes. (*Au* % *du poids sec*)

Acides aminés	Quantité d'acides aminés dans des préparations protéiniques en :	
	Août 16	Décembre 11
Acide Aspartique	1.6	1.8
Acide Glutamique	4.3	4.3
Glycocolle	5.0	6.1
Serine	12.6	5.8
Threonine	3.2	7.3
Valine	6.2	1.2
Tyrosine		3.5
Alanine	5.8	5.8
Leucine	11.1	3.5
Isoleucine		2.4
Arginine	**18.3**	**18.1**
Lysine	10.4	8.2
Cystine	1.0	2.8

Le tableau 4 représente les données sur le taux des acides aminés dans les protéines des leucoplastes suivant l'âge de la plante. Ce qui y attire l'attention (Sissakian, Besinger, Goumilevskaya, 1952), c'est que c'est justement pour les acides aminés (sérine, cystine, glycocolle) dont la quantité reste constante dans les protéines provenant des feuilles qu'on observe de brusques variations de taux dans les protéines provenant des racines. Au contraire, tandis que dans les protéines provenant des feuilles la quantité d'alanine et d'acide aspartique varie d'une façon nette au cours du développement, dans les protéines provenant des leucoplastes des racines, le taux de ces acides aminés est absolument constant.

Le taux de l'arginine dans les protéines des leucoplastes reste également invariable.

Comme nous l'avons déjà dit, des résultats analogues sur la faible variabilité du taux de l'arginine dans les protéines ont été obtenus par d'autres auteurs qui ont étudié la composition aminoacide des protéines des feuilles au cours d'états physiologiques différents. On peut supposer que l'arginine est un de ces acides aminés qui réalisent la liaison des protéines en un complexe avec d'autres composés par leur groupement alcalin de guanidine.

Il est fort probable qu'une liaison du même genre fixe la protéine et les acides nucléiques, ce qui s'accorde avec les idées actuelles sur les liaisons de la protéine dans les nucléoprotéines. Il est possible qu'une telle liaison existe dans les lipoprotéines par l'intermédiaire de l'acide phosphorique des lipides. Ainsi, l'arginine peut en quelque sorte être bloquée et, pour cette raison, son taux subirait difficilement des variations lors des transformations des molécules protéiniques.

Le tableau 4 montre que dans une lipoprotéine provenant des leucoplastes, la quantité de leucine et la somme (valine plus tyrosine) baisse fortement avec l'âge de la racine, la première deux fois, la seconde de 50 %. C'est justement le taux de ces acides aminés qui varie fortement aussi lors des transformation des protéines des feuilles d'une plante induite, selon Metzner. Nous ne sommes pas encore en mesure d'expliquer la cause d'un tel changement du taux des acides aminés à chaîne ramifiée, car leurs transformations dans l'organisme sont en général peu étudiées. Par contre, pour les oxyaminoacides, il y a actuellement des indications en ce qui concerne leurs transformations dans l'organisme. On a, par exemple, démontré la transformation de

la sérine en cystine, de la sérine en glycocolle, et il y a des données sur la transformation du glycocolle et de la thréonine. Selon nos mesures dans la lipoprotéines des leucoplastes, la quantité de sérine baisse de plus de moitié avec l'âge et en même temps et dans la même proportion la quantité de thréonine, de glycocolle et de cystine augmente. Ces données nous permettent de supposer une transformation réciproque de ces acides aminés dans les plastides au cours du développement et indiquent une plasticité des protéines, la possibilité de leur transformation et de leur resynthèse en rapport avec l'âge physiologique de l'organisme.

La variabilité des protéines des plastides au cours du développement de l'organisme a été également démontrée par nous par un examen électrophorétique (N.M.Sissakian, S.S. Mélik-Sarkissian, 1952; N.M. Sissakian, S.S. Mélik-Sarkissian, 1956). Les protéines sont extraites soit directement des plastides par une solution tampon (pH = 9) en présence d'alcool butylique à 66 %, soit dans la plupart des recherches, en traitant par 1 % NaCl (pH = 9) l'extrait acétonique sec des plastides. Les deux méthodes d'extraction ont fait passer dans la solution les mêmes composés du système protéinique des plastides.

L'étude électrophorétique des protéines des plastides se fait par la méthode de la borne mobile dans l'appareil de Tisélius-Svensson.

Une séparation tout-à-fait satisfaisante des composants est obtenue dans la solution tampon de glycocolle à pH = 9, $\mu = 0.09$ et avec le potentiel du champ électrique E-3^{v}/cm. Tous les composants protéiniques du système avec le Ph ci-dessus se déplaçent vers l'anode. La concentration de la protéine dans cette expérience est de 0.7-1.0 %.

On peut voir sur la fig. 3 que le système protéinique des plastides provenant aussi bien des chloroplastes que des leucoplastes, dans les conditions déterminées de l'expérience est constitué de quatre composants.

Sur les courbes en question les composants sont indiqués par nous comme α, β_1, β_2 et γ.

Pour cette raison, nous sommes arrivés à conclure que plusieurs groupes de protéines font partie du complexe protéinique des plastides. La démonstration en est donnée par les valeurs considérablement différentes des mobilités de différentes protéines du système, valeurs conditionnées probablement par la nature dis-

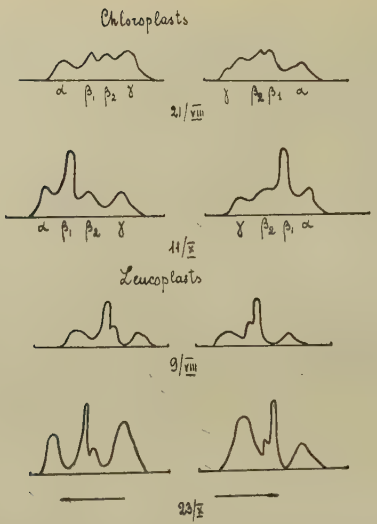


Fig. 3. — Courbes électrophorétiques des protéines des plastides de betterave à sucre.

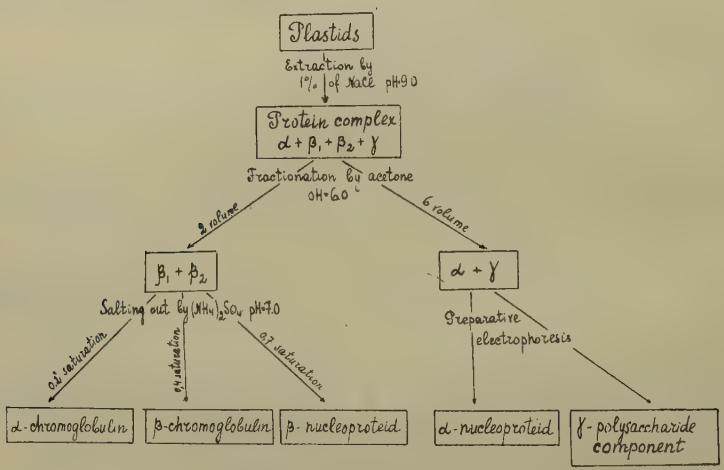


Fig. 4. — Méthode d'isolement de l'extrait a cet oniqne sec.

tincte de ces protéines et par les variations notables de leur contenu en amino-acide. Par la suite, le travail a été dirigé vers la séparation des divers composants du système protéinique et de leur caractéristique.

Le fractionnement des protéines des chloroplastes a été réalisé par nous selon le schéma de la fig. 4. Toutes les opérations (sauf

l'opération sur le précipité des protéines avec $(NH_4)_2SO_4$) sont faites à froid et s'accompagnent d'un contrôle électrophorétique.

Si on acidifie l'extrait acétonique sec des chloroplastes purifié par la dialyse jusqu'à pH = 6.0 et si on ajoute deux volumes d'acétone, les protéines du groupe β_1 et β_2 sont précipitées. Si, après la séparation du précipité par centrifugation, on ajoute ensuite au liquide de centrifugation une nouvelle portion d'acétone qui représente 6 volumes de la quantité d'extrait au départ, on précipite les complexes α et γ qu'il est également possible de recueillir par la centrifugation.

Le traitement des protéines β_1 et β_2 par l'alcool et l'éther à froid détache une partie du matériel lipidique, partie qui représente toujours 3-4 % lorsque le matériel provient d'une vieille plante et 8-9 % s'il provient d'une jeune plante. Lorsqu'on traite le complexe α et γ par l'acétone sec on ne décèle pas de lipides dans sa composition. Ce complexe séché dans un exsiccateur à vide (sans emploi de substances desséchantes) est ensuite étudié.

Le premier composant du complexe ($\alpha + \gamma$), α, est une protéine-protide compliquée dans la composition de laquelle on a trouvé l'acide nucléique. Ce complexe s'adjoint solidement le 4-me composant du système protéinique γ (fig. 5). Il faut faire remar-

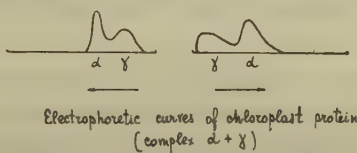


Fig. 5. — Courbes électrophorétiques des protéines de chloroplastes (complexe $a + \gamma$).

quer qu'en employant toute une série de méthodes chimiques, nous n'avons pas pu séparer le α du γ, et nous n'avons pu faire la séparation de ces composés que dans l'appareil d'électrophorèse.

L'analyse chimique du composant γ séparé sous forme d'une préparation, y a montré l'absence de N et de P. Cette préparation donne une réaction positive des hydrates de carbone (Molisch) et la réaction des pentoses avec le réactif orcinique. Nous avons supposé que ce composé est un polysaccharide complexe soluble dans l'eau, ce qui est confirmé par la valeur de sa mobilité électrophorétique ($0.2 — 0.5 \times 10^{-5}$ cm^2 volt^{-2} sec.$^{-1}$) caractéristique pour les hydrates de carbone.

Il faut noter qu'à l'opposé des protéines la valeur de la mobilité électrophorétique du polysaccharide ne dépend ni du pH de la solution tampon, ni de sa puissance ionique. Sur la fig. 6 on donne la courbe électrophorétique du polysaccharide isolé. Par un examen chromatographique préalable on a démontré qu'il comprend des hexoses et un pentose qui n'ont pas encore été identifiés par nous.

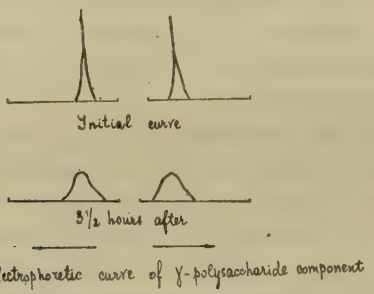


Fig. 6. — Courbe électrophorétique du composant γ.

La partie protéinique du complexe — le composant α contient 6.1 % N et 0.8 % P. Il s'y ajoute 7.7 % d'acide nucléique, lequel d'après les résultats de l'analyse chromatographique, a été identifié comme acide ribonucléique. Une étude préliminaire de la composition amino-acide de cette protéine par la méthode chromatographique sur papier a montré qu'elle contient 15 acides aminés.

L'α composant a été nommé α-nucléoprotéine des chloroplastes. Un taux de protéine relativement faible indique que, en dehors de l'acide nucléique, il entre dans la composition de ce complexe certaines substances non encore identifiées.

L'étude des propriétés électrochimiques des protéines β_1 et β_2 a montré que dans le champ électrique (pH = 5.3 à 9.0; $\mu = 0.09$) elles donnent une courbe à deux composants où le β_1 représente la plus grande partie (fig. 7).

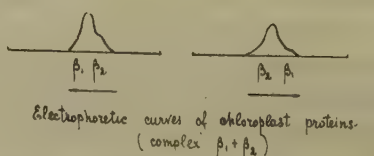


Fig. 7. — Courbe électrophorétique des protéines chloroplastiques (complexe $\beta_1 + \beta_2$).

La séparation de ce groupe de protéines a été faite par le traitement au sulfate d'ammonium. Le complexe β_1 et β_2 est dissout dans l'eau au pH 8.5-9.0 et ensuite est acidulé jusqu'au pH = 6. On recueille trois fractions : la première à la saturation à 0.2 de la solution par le sulfate d'ammonium — cette fraction comprend la masse principale de la protéine des complexes; et, après dessiccation, se présente comme une poudre brunâtre. A cause de sa précipitation par les petites saturations du sulfate d'ammonium et le chiffre relativement faible de sa mobilité électrophorétique, nous proposons d'appeler cette protéine α-chromoglobuline des chloroplastes; (la 2me, saturation à 0,4, n'est pas analysée ici).

La protéine restante, pour être précipitée, demande non moins de 0.7 de saturation par le sulfate d'ammonium. L'analyse chimique a montré qu'elle était un nucléoprotéine. L'acide nucléique de cette fraction examiné par la méthode de chromatographie sur papier, a été identifié comme acide ribonucléique.

Ces deux protéines sont suspendues dans l'eau et débarrassées par la dialyse de $(NH^4)^2SO^4$. Leur reprécipitation des solutions se fait par l'acétone à froid. Pour les protéines obtenues, on examine leurs mobilités électrophorétiques, dans une solution tampon de glycocolle ($\mu = 0.09$; pH = 9.0). Les résultats de cet examen sont cités dans le tableau 5.

TABLEAU 5

Mobilité électrophorétique des fractions protéiniques des chloroplastes.

Protéine	U + 10^{-5} cm^2 V^{-1} cm^{-1}
α-chromoglobuline	6.3
β-chromoglobuline	7.1
α-nucleoprotéine	7.8
β-nucleoprotéine	14.0

La fig. 8 montre les courbes électrophorétiques des protéines isolées. En les comparant avec la courbe de la protéine de départ on peut voir qu'elles présentent des pointes très aigues qui restent aigues pendant les 3-3½ heures habituelles d'expérience ce qui certainement est une preuve d'homogénitéé.

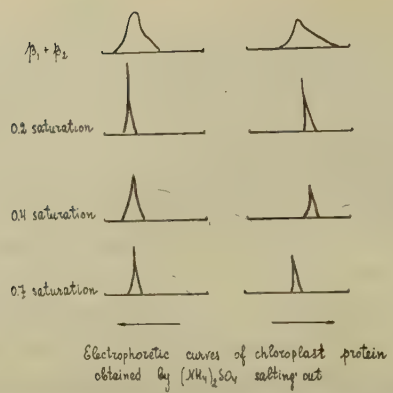


Fig. 8. — Courbe électrophorétique des protéines de chloroplastes obtenues après précipitation par $(NH_4)_2\,SO_4$.

TABLEAU 6.

Quelques propriétés chimiques des protéines des chloroplastes de betterave à sucre (en % du poids sec)

Protéine	Précipité par $(NH_4)_2SO_4$	N Total	P Total	RNA P×10.3	Protéine N×6.25	Solubil. dans H_2O
fractions $\beta_1 + \beta_2$	—	13.0	1.5	15.4	81.3	Grande au pH 8.5
α-chromoglobuline	0.2	12.9	0.2	2.0	80.6	Faible
β-chromoglobuline	0.4	12.5	0.2	2.0	78.1	Faible
β-nucléoprotéine	0.7	10.2	1.1	11.4	63.7	Grande
fractions $\alpha + \gamma$	—	3.0	0.4	3.9	18.7	Grande
α-nucléoprotéine	—	6.1	0.8	7.1	38.1	Grande

Dans le tableau 6 on résume certaines données concernant la caractéristique chimique des protéines chloroplastiques obtenues par la méthode ci-dessus. On peut y voir que la masse principale du phosphore (1.5 %) est concentrée dans le complexe $\beta_1 + \beta_2$ et

surtout dans la fraction protéinique qui se laisse déposer par le sulfate d'ammonium à la saturation de 0.7. Le calcul y montre la présence 15.4 % d'acide ribonucléique.

Pour caractériser d'une façon plus complète les nucléoprotéines des chloroplastes nous avons employé pour leur examen la méthode spectrophotométrique.

Pour obtenir les courbes des spectres d'absorption aux rayons ultra-violets (UV), les complexes protéiniques des chloroplastes sont dissous dans une solution $\mathcal{M}$ /15 tampon de phosphates au pH = 8.0. L'autre partie est soumise à l'hydrolyse par la solution à 10 % de NaOH pendant 30 minutes à 56° pour éliminer les acides nucléiques. L'hydrolysat après refroidissement est acidulé par HCl jusqu'au ph = 4.8-5.0 ce qui fait précipiter la protéine que l'on sépare par centrifugation. La protéine est dissoute dans une solution tampon phosphatée, et sa solution, ainsi que le centrifugat contenant l'acide nucléique, est étudié spectrophotométriquement. On obtient ainsi les courbes d'absorption pour les complexes avant et après l'hydrolyse, et pour le centrifugat. Les courbes d'absorption pour les complexes sans hydrolyse préalable donnent un maximum net d'absorption, caractéristique

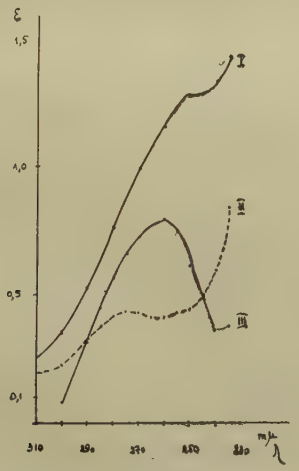


Fig. 9. — Courbe d'absorption ultraviolette des protéines avant et après hydrolyse.

I — Complexe ($\beta_1 + \beta_2$) avant hydrolyse
II — Complexe ($\beta_1 + \beta_2$) après hydrolyse
III — Centrifugat.

pour les acides nucléiques seulement dans le cas de jeunes plantes (celles de Juin). Sur les courbes des complexes des plantes du mois d'août et d'octobre, le maximum à 260 m.μ est fortement aplati.

L'absorption caractéristique de l'acide nucléique aussi bien chez les plantes jeunes que chez les vieilles, ne peut être observée dans toute sa netteté qu'après avoir débarrassé cet acide de la nucléoprotéine par hydrolyse. Les données correspondantes sont représentées sur la fig. 9.

Ainsi, on voit que l'extrait protéinique des chloroplastes comprend : a) deux nucléoprotéines dans la composition desquels on a trouvé l'acide ribonucléique : une α-nucléoprotéine et une β-nucléoprotéine; b) deux protéines qui, par le caractère de leur précipitation par le sulfate d'ammonium, par leur solubilité et une valeur relativement plus faible de la mobilité électrophorétique, peuvent être rapportées aux protéines de la classe des globulines : α-chromoglobuline et β-chromoglobuline des chloroplastes. De plus, on a vu que l'α-nucléoprotéine des chloroplastes fait partie d'un complexe avec des substances à caractère polysaccharide; la β-nucléoprotéine à son tour forme une combinaison complexe avec les globulines des chloroplastes.

27325 Centerick

Extrait du Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège
N° 6 — 1956

La biochimie des Plastides

(Nature chimique et fonctions biochimiques)

Suite

par N. M. SISSAKIAN
membre-correspondant de l'Académie des Sciences de l'URSS

D. — Incorporation de peptides et d'acides aminés dans les protéines chloroplastiques

L'ensemble des faits examinés et des observations recueillies concernant l'activité fermentaire des plastides, le taux et la transformation des acides nucléiques, des lipides et surtout des protéines qui y sont contenus, fait naturellement penser à la possibilité d'une synthèse des protéines elles-mêmes dans ces structures. Le rôle des structures protoplasmiques dans la synthèse des protéines de la cellule a été largement étudiée ces dernières années. Pour la cellule animale, il a été démontré d'une façon suffisamment nette que, de toutes les structures cellulaires, le rôle principal dans la synthèse des protéines appartient en toute évidence aux microsomes. Ceux-ci sont capables de synthétiser la liaison des peptides avec le concours de substances spéciales produites par d'autres structures-mitochondries cellulaires au cours de la phosphorylisation oxydante. En ce qui concerne la cellule végétale, le problème de la synthèse des protéines dans les structures intracellulaires n'est pas encore, à l'heure actuelle, suffisamment étudié. Webster et ses collaborateurs ont montré que les mitochondries végétales étaient capables de catalyser la synthèse de la liaison peptidique des petits peptides, ainsi que l'incorporation des acides aminés dans les protéines. La faculté des chloroplastes de synthétiser les protéines a été démontrée pour la première fois par Ulrich à l'aide de la méthode cytochimique. Nous avons montré que dans les conditions d'étiolement, il se produit un fort appauvrissement des plastides en ferments (Sissakian, 1951) tandis que, lors de l'éclairement, on observe une forte élévation de l'activité fermen-

tative des plastides. La transformation des leucoplastes en chloroplastes qui s'opère dans les conditions de photosynthèse s'accompagne habituellement d'une augmentation des propriétés enzymatiques de ces structures. Plus tard, dans une série de travaux (Andrééva, Plychevskaya, 1952; De Deken-Grenson, 1954 et d'autres) on a fourni des preuves indirectes de la participation des chloroplastes à la synthèse des protéines et la liaison de cette fonction avec la photosynthèse. On peut considérer comme une des preuves indirectes de la participation des plastides à la synthèse protéique dans la cellule végétale, le parallélisme que nous avons observé dans les variations des teneurs en protéine et en acide ribonucléique au cours du développement de la plante. On sait qu'à l'heure actuelle, il y a beaucoup de données témoignant de la grosse importance de l'acide ribonucléique dans la synthèse des protéines au sein de la cellule (voir Gale, Folkes et d'autres).

La marche des variations de la quantité de protéine et d'acide ribonucléique dans les chloroplastes au cours du développement ontogénétique de l'organisme est représenté sur la fig. 10. On y voit que, à une plus grande teneur de la protéine dans les chloroplastes correspond également un taux plus élevé d'acide ribonucléique.

Pour avoir une réponse directe à la question de la participation possible des chloroplastes dans la synthèse protéique, nous avons fait (N. M. Sissakian et I. I. Philippovitch, 1955) une

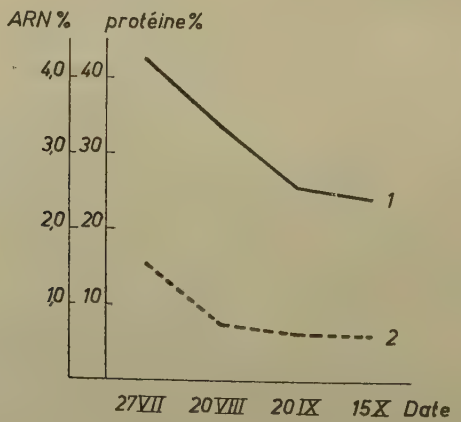


Fig. 10 — Changement des quantités d'acide ribonucléique et de protéine dans les chloroplastes au cours du développement de la plante : 1 - quantité de protéines 2 - quantité d'acide ribonucléique.

série d'expériences pour déterminer l'accroissement de l'azote protéique des plastides après leur incubation avec un mélange d'acides aminés, et pour incorporer les acides aminés marqués dans les protéines des plastides.

Il y a été démontré que, lors de l'incubation des chloroplastes du trèfle en présence d'un mélange d'acides aminés se composant de glycocolle, de thréonine, de sérine de tyrosine, de valine, d'alanine, d'arginine, de lysine, d'acides aspartique et glutamique, dans des proportions correspondant à celles qu'on trouve dans les protéines des plastides, il ne se produit aucun changement visible de la quantité d'azote protéique. Cependant, on observe, sans addition supplémentaire d'acides aminés, une augmentation de l'azote protéique aux dépens de l'azote non protéique se montant à 6 %, et on n'y décèle pas de diminution des acides aminés libres déterminés par la méthode à la ninhydrine. Ceci fait penser que l'augmentation de l'azote protéique qui est observée se produit peut être aux dépens des peptides libres.

Les expériences ultérieures ont montré qu'en réalité on observe dans les chloroplastes, en présence de di- et de tri- peptides ajoutés, une augmentation de la quantité de l'azote protéique. On a constaté que l'incubation des chloroplastes de la betterave à sucre avec la glycyl-glycine en présence de l'ATP, du succinate et du fumarate de potassium, conduit à une augmentation de l'azote protéique et à une diminution de l'azote non protéique. L'augmentation de l'azote protéique représente à peu près 12 % de l'azote total des chloroplastes.

On ne peut observer de variations pareilles dans la proportion entre l'azote protéique et non protéique qu'en présence de l'ATP. Sans addition de l'ATP, on n'arrive pas à déceler cette régularité.

Un phénomène analogue, mais moins accentué, a été constaté lors de l'incubation des chloroplastes avec le tri-peptide (leucyl-glycyl-glycine).

Il faut faire remarquer que l'augmentation de l'azote protéique aux dépens de l'azote des peptides ne s'observe que dans les plastides extraits des tissus chlorophylliens des jeunes plantes. Dans les plastides isolés des feuilles de plantes étiolées, de même que de celles se trouvant à des phases tardives, l'augmentation de l'azote protéique aux dépens de l'azote des peptides, en règle générale, n'a pas pu être décelée.

La participation des chloroplastes à la synthèse protéique, de

la cellule est démontrée également par les résultats des expériences avec les composés marqués.

En partant des résultats des expériences précédentes avec les composés non marqués, nous avons fait des recherches en vue d'éclaircir la possibilité de l'incorporation dans les protéines des chloroplastes du di-peptide marqué — glycyl-glycine C^{14}. On a constaté que, lors de l'incubation des chloroplastes dans les conditions d'expérience ci-dessus décrites, avec le glycyl-glycine C^{14} marqué, les protéines des plastides acquéraient une radioactivité correspondant à 0.75 - 2.35 μr de peptide pour 1 mg de protéine de chloroplastes.

Sans addition de l'ATP, il ne se produit pas d'incorporation du di-peptide marqué dans les protéines des chloroplastes (Tableau 7).

TABLEAU 7

Incorporation de glycyl-glycine C^{14} dans les protéines des feuilles de pois

Expérience n°	Age de la plante	μr par mg de protéine
1	Deux semaines	2.19
2		2.35
3		2.03
1	Trois semaines	1.17
2		1.17
3		0.75

En se basant sur l'augmentation de l'azote protéique des chloroplastes en présence des peptides, ainsi que sur l'emploi sélectif du di-peptide glycyl-glycine marqué pour la synthèse des protéines, on peut admettre qu'une des voies possibles de la synthèse des protéines dans les plastides verts est représentée par une réaction du type transpeptidasique. Il a été établi que la glycine C^{14} marquée, lors de l'incubation avec les chloroplastes en présence de l'ATP, du fumarate et du succinate de potassium, ne s'incorpore pas dans les protéines des chloroplastes. Cependant, les recherches ultérieures ont montré que le chimisme de la synthèse des protéines dépend en grande partie de l'état des plastides isolés. On constate qu'après un lavage à trois reprises des chloroplastes des feuilles

de haricots verts par une solution tampon sucrose-phosphate à froid, les plastides acquièrent la faculté d'incorporer dans leurs protéines la glycine C^{14} marquée libre.

L'allure de l'introduction de la glycine C^{14} dans les protéines des chloroplastes est représentée dans la fig. 11. Nous voyons que l'intensité augmente progressivement et atteint son maximum au bout de trois heures. Les expériences ont montré qu'au bout de ce temps, l'intensité d'introduction de la glycine C^{14} dans les protéines des chloroplastes diminue.

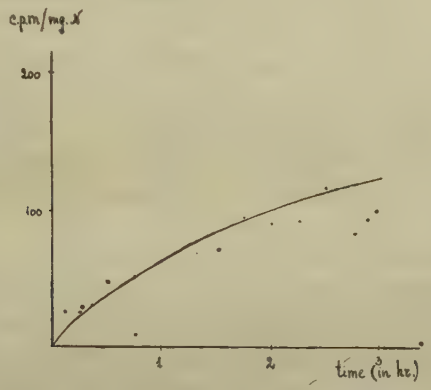


Figure 11 — Vitesse de l'incorporation de la glycine marquée C^{14} dans les protéines des chloroplastes.

Il y a été également établi que l'intensité de l'incorporation dépend d'une façon nette du pH du milieu. La courbe de dépendance de l'incorporation de la glycine radioactive dans les protéines des chloroplastes à l'égard du pH, montre que cette réaction se produit dans des limites larges de variation du pH et qu'elle a un maximum situé dans le sens de l'alcalinité (fig. 12).

Le tableau 8 montre certains résultats des expériences sur l'incorporation de la glycine radioactive dans les protéines des chloroplastes. Les chiffres montrent que, lors de l'incubation de l'homogénat et de différentes fractions de feuilles des haricots verts avec la glycine C^{14} marquée, l'incorporation de l'isotope pour une unité de protéine est 3-4 fois plus élevée dans les chloroplastes que dans l'homogénat.

Dans les mêmes conditions également, la radioactivité des protéines du centrifugat est très basse et se rapproche de la radioactivité de l'homogénat. Un lavage préalable des chloroplastes à

TABLEAU 8

L'incorporation de la glycine C^{14} dans la protéine des fractions de feuilles de haricot en imp /min par mg de protéine

N° des expériences	Homogénat	Chloroplastes	Produit de la centrifugation après précipitation des chloroplastes	Chloroplastes lavés à trois reprises avec une solution de saccharose et de phosphate	Chloroplastes lavés à trois reprises + produit de centrifugation
1	2,5	10,5	1,2	141,6	2,5
2	3,8	13,4	2,9	192,7	2,6
3	3,0	10,6	2,6	175,8	3,2

trois reprises par une solution tampon saccharose-phosphate donne une augmentation de l'incorporation de l'isotope dans leurs protéines de 15 à 20 fois. Cet effet est entièrement annulé par l'addition du centrifugat à la fraction des chloroplastes lavés.

Il est évident que, dans les conditions habituelles d'isolement, les chloroplastes contiennent des mélanges de substances qui se trou-

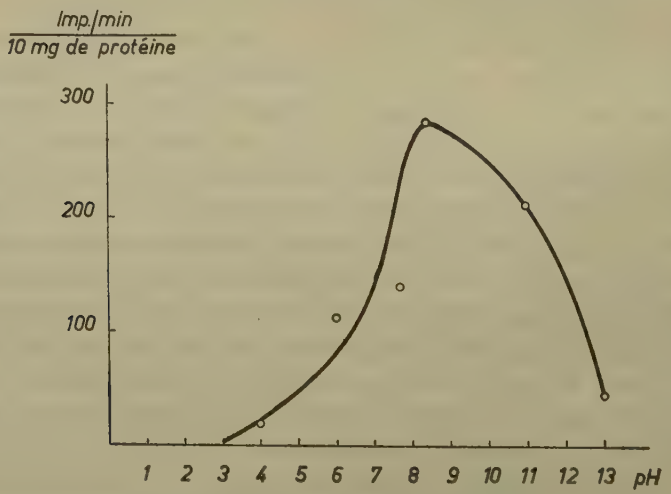


Fig. 12 — Dépendance par rapport au pH du milieu, de l'incorporation de la glycine C^{14} dans la protéine des chloroplastes.

vent ou qui apparaissent dans le cytoplasme au cours de l'isolement, substances qui inhibent l'incorporation enzymatique de la glycine dans les protéines chloroplastiques. Suivant les données de notre laboratoire, ce facteur d'inhibition est une substance de nature non protéique. On a observé que ce facteur n'agit pas sur l'intensité de l'incorporation de la glycine radioactive dans les protéines de la fraction cellulaire du foie de rat qui se compose de mitochondries et de microsomes.

En rapport avec ce fait, il faut noter que la synthèse de la liaison peptidique dans les chloroplastes s'opère, semble-t-il, grâce à la séparation dans l'espace des systèmes enzymatiques des plastides et des substances inhibitrices du cytoplasme.

Les données expérimentales que nous possédons et les sources littéraires indiquent que, probablement, il existe une différence dans le chimisme de la synthèse de la liaison peptidique dans les structures des cellules végétales et des cellules animales. Dans la cellule animale, cette synthèse s'opère principalement dans les microsomes avec une participation obligatoire des substances élaborées par les mitochondries. Dans la cellule végétale, la fonction de la synthèse de la liaison peptidique est évidemment propre, dans la même mesure, aux plastides et aux mitochondries, et chacune de ces structures remplit cette fonction sans exiger de facteurs complémentaires élaborés par d'autres formations structurales de la cellule.

On sait que les plastides sont capables d'une synthèse de liaison microergique (dont il sera question plus loin) ; la même faculté se découvre dans les mitochondries de la cellule végétale. On peut ainsi supposer que, dans la cellule végétale, la faculté de la synthèse des protéines est localisée dans les mêmes structures où se fait simultanément la synthèse des composés riches en énergie qui participent à la synthèse des protéines.

De ce point de vue, les éléments structuraux de la cellule animale, au point de vue fonctionnel, sont beaucoup plus différenciés que les structures cellulaires des plantes. Il est possible que cela soit déterminé par les différences qui existent entre le monde végétal et le monde animal, et avant tout par les différences qui concernent le type de nutrition.

E. — Acides nucléiques des plastides

Il n'existe pas dans la littérature de données résultant d'une étude systématique des acides nucléiques des plastides. Pour la première fois, l'idée de la possibilité de la présence des acides nucléiques dans les chloroplastes a été formulée par Zalesski en 1911. Plusieurs années plus tard, Menke, en 1938, a extrait des chloroplastes dégraissés d'épinards une fraction protéique contenant 0.7 % de P et l'a appelé nucléoprotéide. Menke ne s'est pas occupé d'une étude plus détaillée de cette fraction.

En 1948, Euler et ses collaborateurs ont isolé des chloroplastes d'épinards une préparation protéique — la chloroplastine. En se basant sur la détermination, dans cette préparation, de pentoses par la méthode phloroglucinique, ces auteurs sont arrivés à la conclusion que les préparations de la chloroplastine contiennent de 5 à 7 % d'acide ribonucléique. La quantité de ADN déterminée selon Dische a été insignifiante.

En 1952, dans notre laboratoire, on a commencé des travaux (Sissakian et Tcherniak) concernant l'étude des acides nucléiques dans les différents types des plastides. Dans ces recherches, en plus des méthodes biochimiques, nous nous sommes servi de la microscopie luminescente. Il y a été établi que la masse principale des acides nucléiques dans les plastides est représentée par l'acide ribonucléique. Ce n'est qu'à l'aide d'une méthode de microscopie luminescente très sensible qu'on a pu déceler des traces tout à fait insignifiantes d'ADN. La même année, Metzner a publié un travail sur l'histochimie des acides nucléiques dans les plastides de différentes plantes. En se basant sur ses recherches, cet auteur est arrivé à la conclusion que le stroma des plastides ne contient pas d'acide ribonucléique, tandis que dans les grains (grana), on décèle l'acide ribonucléique et l'ADN. Il est vrai que la coloration dont s'est servie Metzner ne peut être considérée comme suffisamment spécifique pour l'ADN. Ainsi, le problème de la présence de l'ADN dans les plastides n'a pas été complètement résolu.

En 1954, Jagendorf et Wildman ont publié leurs recherches sur certaines propriétés biochimiques des chloroplastes isolés du tabac. Ces auteurs ont prêté une attention particulière à la méthode d'isolement des chloroplastes en essayant de les obtenir intacts, sans être mélangés à d'autres structures submicroscopiques. Dans

ce but, ils ont été obligés de pratiquer à plusieurs reprises un lavage des chloroplastes. Les chloroplastes qu'ils ont isolés contenaient de 0.3 à 0.7 % d'acides nucléiques par rapport au poids sec, dont près de 2/3 étaient constitués par l'ADN. Le travail en question suscite toute une série d'objections d'ordre méthodique. Ainsi, les lavages multiples recommandés par les auteurs, peuvent déterminer une perte notable d'acides nucléiques. De plus, l'obscurcissement prolongé pratiqué par les auteurs, doit provoquer des changements dans la composition chimique des acides nucléiques. La même année Straus, en étudiant la composition chimique des chloroplastes a trouvé que le taux des acides nucléiques y atteignait de 0.72 à 1.03 % du poids sec.

Nous voyons ainsi que les renseignements sur les acides nucléiques des plastides qu'on trouve dans la littérature sont épars et contradictoires. Les recherches ultérieures dans notre laboratoire (Sissakian et Odintzova, 1954 et 1956) sur les acides nucléiques des plastides ont été faites en tenant compte de l'état physiologique et du développement ontogénétique de l'organisme. Plusieurs recherches ont montré que la quantité d'ADN dans les chloroplastes de différentes espèces de plantes est variable et que, de plus, elle varie au cours du développement de l'organisme. Dans certains cas, la quantité d'acide ribonucléique dans les chloroplastes des jeunes feuilles dépasse, à peu près, trois fois son taux dans les chloroplastes des vieilles feuilles. Ainsi, le taux d'acide ribonucléique dans les chloroplastes provenant des feuilles de la 4^{me} rosette de la betterave à sucre est de 0.6 % d'après le phosphore, tandis que, dans les chloroplastes des feuilles de la 12^{me} rosette, pour la même période, il est de 1.7 %. On peut observer une régularité analogue pour les chloroplastes des feuilles de tabac.

Il est important de noter que le caractère habituel de la variation du taux d'acide ribonucléique dans les chloroplastes, en rapport avec les particularités d'âge de l'organisme, n'est troublé qu'à la phase de la floraison, quand les chloroplastes des jeunes feuilles s'appauvrissent en acide ribonucléique dans une mesure plus grande que les chloroplastes des vieilles feuilles. Ceci semble être lié avec le reflux d'acide ribonucléique vers les fleurs. Ainsi, si à la phase de la formation des boutons, le taux d'acide ribonucléique dans les chloroplastes des feuilles d'étage supérieur est 2,5 % et 1,4 % dans les feuilles inférieures, à la phase de floraison, on a

respectivement 1,3 % et 1,4 % ! A la phase de maturation des graines, en règle générale, le tableau primitif de répartition de l'acide ribonucléique se rétablit. Ainsi, aussi bien que dans d'autres organes, on observe dans les chloroplastes des variations notables du taux d'acide ribonucléique en rapport avec l'état physiologique et les particularités d'âge de l'organisme.

Les recherches ultérieures ont montré que les variations du taux d'acide ribonucléique dans les chloroplastes se trouvent en rapport avec l'activité de la ribonucléase qui y est contenue.

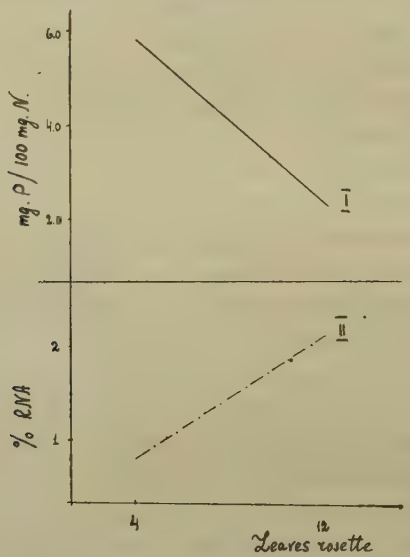


Figure 13 — Changements dans l'activité de la ribonuclease et le contenu en ARN des chloroplastes de la betterave à sucre dans le cours du développement.

I — Activité de la ribonuclease

II — Contenu en ARN

Comme on le voit sur la fig. 13, au fur et à mesure du vieillissement des feuilles, l'activité de la ribonucléase dans les chloroplastes augmente, tandis que le taux d'ARN y baisse. Cette correspondance complète entre le taux d'ARN et l'activité de la ribonucléase a été trouvée également dans les chloroplastes isolés des feuilles de tabac aux différentes phases de son développement (fig. 14). De cette façon, une des causes du taux variable d'ARN dans les plastides est la variation de l'activité de la ribonucléase.

Dans ces dernières années, on a vu paraître dans la littérature

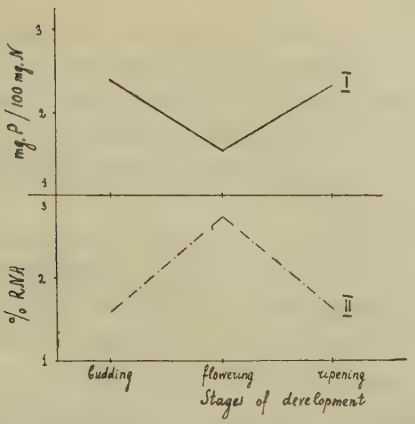


Figure 14 — Activité de la ribonuclease et contenu en ARN dans les chloroplastes du tabac à divers stades du développement.
I — Activité de la ribonuclease
II — Contenu en ARN

de nombreuses indications sur les caractères différents (ou la spécificité) des acides nucléiques. En rapport avec ceci, les données obtenues dans notre laboratoire sur le changement possible de la composition qualitative de l'ARN des plastides au cours du développement de l'organisme présentent certain intérêt. Nos recherches ont montré que les rapports entre les bases azotées dans l'ARN des plastides ne sont pas équimolaires; habituellement, les bases puriques prédominent sur les bases pyrimidiques, et la quantité de guanine et de cytosine dans de nombreux cas dépasse celle de l'adénine et de l'uracile.

Un tableau analogue a été observé par d'autres auteurs en ce qui concerne l'ARN provenant de sources différentes. Lors de l'étude de la composition qualitative de l'ARN des chloroplastes

TABLEAU 9

Les bases azotées dans l'A. R. N. des chloroplastes des feuilles de tabac au moment de la formation des boutons.

Niveau des feuilles sur la tige	Guanine	Adénine	Purines / Pyrimidines
en haut	1,08	1.	1,64
au milieu	1,22	1.	1,30
en bas	1,31	1.	1,27

du tabac et de la betterave à sucre, il a été démontré, ainsi qu'on le voit d'après le tableau nº 9, qu'au fur et à mesure du vieillissement des feuilles, il se produit une diminution de la valeur du rapport entre les bases puriques et les bases pyrimidiques, c'est à dire que, lors du vieillissement des plantes, l'ARN semble s'enrichir en bases pyrimidiques.

Au cours de l'étude de l'ARN des chloroplastes il a été observé que l'ARN est lié avec le complexe protéique des plastides. De plus, une partie déterminée de cet acide est liée d'une façon plus labile et se laisse facilement extraire par une solution de 0.14 M de NaCl; l'autre partie est liée plus solidement et ne peut être extraite qu'après le traitement des plastides par NaOH 0.2 M. ou sous des actions plus fortes. Le degré de solidité de la liaison de l'ARN avec le complexe protéique des plastides ne reste pas constant au cours du développement de l'organisme. En ce qui concerne les chloroplastes de jeunes feuilles, pratiquement tout l'acide ribonucléique est extrait par l'action de 0.14 M de NaCl et de 10 % de NaCl avec ébullition, tandis que dans les chloroplastes des vieilles feuilles, après un tel traitement, il reste encore une quantité considérable d'ARN qui est extraite par une solution à 0.2 % de NaOH.

Ces faits nous permettent de conclure que, lors d'une diminution générale de la quantité d'ARN dans les plastides au cours du développement de l'organisme, la quantité d'ARN solidement fixé augmente, c'est à dire qu'il semble s'y produire une sorte de fixation dans les structures. Il est possible que c'est justement de cette façon qu'on obtienne une « exclusion » de l'ARN de la dynamique du métabolisme.

La question des sources du phosphore lors de la synthèse des acides nucléiques présente un grand intérêt. Dans notre laboratoire, en 1950, A. S. Vetcher a montré que de 18 à 30 % de phosphore total des plastides isolés revient aux nucléoprotéines; près de 40 % — au phosphore acido-soluble et, approximativement, de 20 à 40 % est représenté par le phosphore des composés lipidiques.

En 1952, Holdane a obtenu des résultats analogues dans les chloroplastes du tabac. Récemment Straus a trouvé le même genre de répartition des composés phosphorés pour les chromoplastes des carottes.

L'étude des formes des composés phosphorés dans les chloro-

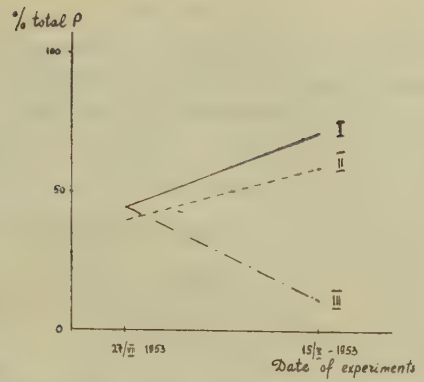


Figure 15 — Changements dans la distribution du Phosphore dans les chloroplastes.
I — P. acide soluble
II — P. non organique
III — P. nucléique

plastes de la betterave à sucre faite dans notre laboratoire a montré l'existence d'une liaison entre elles. Comme on le voit sur la fig. 15, la baisse du taux du phosphore nucléique dans les plastides s'accompagne d'une augmentation simultanée du phosphore acido-soluble et minéral. Le même phénomène a été révélé par nous en ce qui concerne les chloroplastes du tabac, du grand soleil et de la betterave à sucre. On voit que dans les plastides, la source du phosphore pour la biosynthèse de l'acide ribonucléique est le phosphore de la fraction acido-soluble, probablement le phosphore minéral, qui peut apparaître aux dépens des composés organiques du phosphore.

F. — Les lipides des plastides

Nos connaissances en ce qui concerne les lipides des plastides sont encore limitées et, au fond, sont liées à une description sommaire du complexe lipidique. Le taux des lipides dans les plastides varie de 18 à 47 % du poids sec suivant le type de plastides, l'espèce, l'état physiologique de la plante et les conditions du milieu (Menke, 1937, 1942; Vetcher, 1950). Le taux le plus élevé de lipides a été trouvé dans les chromoplastes, le plus faible — dans les leucoplastes; les chloroplastes quant à leur teneur en lipides occupent une place intermédiaire.

TABLEAU 10

Contenu en lipides des chloroplastes de la betterave à sucre et du trèfle; on mesure dans la cinquième rosette de feuilles (% du poids sec).

Date de l'expérience	Lipides libres	Lipides liés	Lipides totaux	Liés / Totaux
	TRÈFLE			
Juillet 19	13.1	10.1	23.2	0.8
Août 2	15.1	9.2	24.3	0.6
Octobre 20	17.9	2.2	20.1	0.1
	BETTERAVE			
Août 29	13.1	12.3	25.4	0.9
Septembre 12	15.5	11.5	27.0	0.7
Octobre 8	22.2	2.3	24.5	0.1

Les données de toute une série d'auteurs confirment la présence de lipides et de complexes lipidiques dans les plastides : Smith (1941), Chargaff (1949), et nous mêmes (Sissakian, Zolkover et Biruzova, 1948; Sissakian, Besinger et Goumilevskaya, 1953; Sissakian et Smirnov, 1954, 1956).

Les lipides qui font partie des plastides se trouvent aussi bien à l'état lié avec les protéines qu'à l'état libre. On appelle ordinairement lipides libres ceux qui se laissent extraire par l'éther. Cependant, le terme de « lipides libres » n'est pas exact, car il est tout à fait probable que les lipides libres sont également liés au complexe protéique des plastides, mais que cette liaison est plus labile. Néanmoins, l'étude des formes de liaison des lipides avec le complexe protéique des plastides au cours du développement de l'organisme présente un intérêt considérable pour la connaissance de la nature chimique et des fonctions biochimiques des plastides. Les données sur les lipides des chloroplastes du trèfle et de la betterave à sucre dans l'ontogénèse sont représentées au tableau 10 (Sissakian et Smirnov, 1954). Les données montrent qu'au fur et à mesure du vieillissement de l'organisme végétal la somme des lipides ne subit pas de changements appréciables, cependant que la proportion entre la forme libre et la forme liée se modifie d'une façon radicale : il se produit une augmentation considérable du taux des lipides libres et une diminution de la quantité des lipides liés.

TABLEAU 11

Contenu en lipides des chloroplastes de la betterave à sucre (% du poids sec); réveillé le 12 septembre.

Rosette foliaire	Lipides libres	Lipides liés	Lipides totaux	Liés / Libres
10me	7.8	20.2	28.0	2.6
5me	15.5	11.5	27.0	0.7
3me	21.5	2.1	23.6	0.1

A la suite de ces changements, la proportion des lipides liés par rapport aux lipides libres baisse considérablement. On peut dire qu'à mesure du vieillissement, il se produit en quelque sorte une labilisation de la liaison entre les lipides et le complexe protéique des plastides.

Des changements analogues ont lieu également dans les feuilles d'âge différent chez la même plante. Comme on le voit au tableau 11, les jeunes feuilles de la betterave à sucre contiennent la plus grande quantité de lipides liés et la plus faible de lipides libres. Ainsi, le processus de vieillissement des feuilles d'une plante détermine la labilisation de la liaison des lipides avec le complexe protéique des plastides. Des recherches ultérieures ont montré que ces changements peuvent être observés non seulement au cours du développement individuel des plantes, mais également au cours de 24 heures. Ainsi, pendant les heures du jour, il se fait dans les chloroplastes des feuilles en voie de photosynthèse une augmentation du taux des lipides liés et une consolidation de la liaison lipoprotéique des plastides. Cependant, l'amplitude des oscillations pendant 24 heures est considérablement plus petite que celle des oscillations qui se font au cours du développement des plantes.

La fraction totale des lipides des chloroplastes qui passent dans l'extrait acétonique, selon les données de Menke et de Jacob (1942), se compose pour 45-55 % d'acides gras, pour 5 à 7 % de glycérine et pour 15 à 21 % de matières non saponifiables. Dans nos recherches (Sissakian et Smirnov, 1956), il a été établi que 50 à 60 % des lipides des chloroplastes du trèfle, du grand soleil et de la betterave à sucre sont représentés par les acides gras supérieurs. Le métabolisme et la transformation des acides gras

TABLEAU 12

Incorporation de l'acétate C^{14} dans les acides aliphatiques supérieurs de chloroplastes isolés obtenus des cotylédons de soleil
(En 100 mg d'acide aliphatique)

Expérience	Activité	µg acétate incorporé
1	14454	43,3
2	15310	49,6
3	1075	26,2
4	1340	21,4

dans les plantes ont été peu étudiés. Alors, que, pour les tissus animaux et pour les microorganismes, on a établi avec assez de certitude (dans les recherches de Lynen, 1953, 1954, de Green, 1954, de Popjak, Tietz, 1953-1955 et d'autres auteurs) que le produit intermédiaire le plus important pour la synthèse et l'oxydation des acides gras est l'acide acétique, en ce qui concerne la participation de l'acétate dans les synthèses lipiques des tissus végétaux, on n'a que des renseignements épars et peu nombreux. Ainsi, suivant Allison, K. K., H. E. Skipper, M. K. Reid (1953), lors de l'incubation de l'algue bleu-verte Nostoc mucorum avec un acétate radioactif, la radioactivité décelée dans la fraction alcoolique se trouve principalement concentrée dans les graisses Newcomb, E. H., Stumpf (1952, 1953) ont étudié la synthèse des acides gras dans les cotylédons de l'Arachis lors de leur incubation avec différents composés organiques marqués. Ils ont observé que seuls, l'acétate, le glucose et le fructose donnaient une incorporation considérable des molécules marquées dans les acides gras. Pour les autres substances examinées, on n'a noté que de 1 à 3 % d'incorporation de l'isotope dans la fraction des acides gras.

Nous avons fait un travail pour établir la possibilité d'une synthèse des acides gras par les chloroplastes en partant de l'acétate (Sissakian, Smirnov, 1956). Comme le montre le tableau 12 une suspension de chloroplastes isolés du tournesol incorpore très activement l'acétate marqué dans la composition de ses acides gras. 80 % de tout l'isotope incorporé dans la fraction des lipides se décèlent dans les acides gras supérieurs. Les conditions dans lesquelles sont élevées les plantes agissent fortement sur l'intensité de l'incorporation de l'acétate. Dans les expériences 1 et 2 (tableau 12) les

plantes ont poussé pendant l'été et ont donné plus d'incorporation que dans les expériences 3 et 4 où on a utilisé les germes cultivés sous éclairage artificiel. Il faut remarquer que les chloroplastes isolés des feuilles de haricots verts n'ont pas manifesté la propriété d'incorporer l'acétate dans la composition de leurs acides gras. Il est possible que chez eux le système de ferments qui analyse l'incorporation de l'acétate est beaucoup plus labile que dans les chloroplastes provenant des cotylédons des plantules du tournesol. Cependant, il est possible que cette différence soit déterminée par la spécificité du métabolisme chez les plantes en question. La participation des chloroplastes des cotylédons du tournesol à la synthèse des graisses se confirme également par les données cytologiques de Svéchnikova (1955, 1956).

Comme composés principaux de la fraction des acides gras des tissus chlorophylliens, selon les données de Chibnall, A. C. et Channen (1927), de Speer, S. H., E. C. Wise, M. C. Hart et F. W. Hayl (1929), de J. A. B. Smith et Chibnall (1932), on trouve les acides linolénique, linolique et oléique. Les acides gras saturés parmi lesquels on a identifié les acides palmitiques et stéarique ne constituent que de 10 à 12 %. Nos expériences ont montré que les chloroplastes possèdent la faculté d'oxyder aussi bien les acides gras saturés que non saturés. Sur la fig. 16 on indique

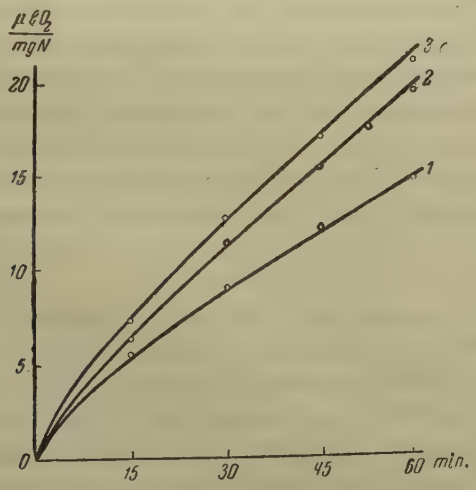


Fig. 16 — Rapidité d'oxydation des acides gras des chloroplastes : 1 – acide palmitique; 2 – acide oléique; 3 – acides linoléique et linolénique.

les résultats d'expériences sur l'oxydation des acides gras par les chloroplastes des feuilles de haricots verts et on voit que les chloroplastes, non seulement ont une action lipo-oxydasique liée avec l'oxydation des acides linolénique et linolique, mais contiennent de plus un système fermentaire qui produit une oxydation plus profonde des acides gras tels que les acides oléique et palmitique. Le chimisme de l'oxydation reste encore non élucidé. Nos tentatives de stimuler ces réactions par l'addition de DPN et d'ATP n'ont pas été couronnées de succès.

On a des données analogues sur l'oxydation des acides gras en ce qui concerne les microsomes isolés des plantes non chlorophylliennes (recherches de E. H. Newcomb et Stumpf (1952), T. E. Humphreys, E. H. Newcomb, A. H. Bokman, P. K. Stumpf (1954).

Il est extrêmement tentant d'éclaircir la question de la participation possible du CoA dans la synthèse et l'oxydation des acides gras dans les plantes. N.O. Kaplan et F. Lipmann (1948) ont trouvé dans les feuilles d'épinards 0.74 unités de CoA pour un gramme de poids brut. Seifter (1954) a décelé le CoA dans les feuilles de choux, d'épinards, de valériane et de Bryophyllum. Les tissus de la feuille contenaient de 4 à 10 unités de CoA pour un gramme de matière sèche. Dans toutes ces recherches, le CoA était déterminé d'après la faculté des préparations obtenues de produire des réactions enzymatiques pour lesquelles le CoA est indispendable. Cependant le taux du CoA peut être également déterminé d'après la présence de l'acide pantothénique lié au matériel examiné. C'est justement par cette méthode que nous déterminons le CoA. Dans nos recherches, nous avons pu démontrer que les chloroplastes des haricots verts contiennent 2.1 unités de CoA pour un gramme de matière sèche, ou 0.5 unité pour un gramme de poids brut de chloroplastes. Les données obtenues se rapprochent des résultats de Kaplan et Lipmann dans les feuilles d'épinards.

Une des tâches futures dans les recherches sur le CoA est l'étude de sa répartition intracellulaire et l'éclaircissement de la question du métabolisme des acides gras avec le concours du CoA dans certains éléments structuraux des cellules végétales. La présence d'une quantité relativement considérable de CoA dans les plastides fait penser à la possibilité d'une synthèse de ce composé dans celles-ci.

Dans nos recherches ultérieures nous avons étudié le taux et

TABLEAU 13

Incorporation de P^{32} dans les phospholipides des chloroplastes de feuilles de pois (par 10 mg de phospholipides)

Expérience	Activité imp/min.	µg P^{32} incorporé
1	5590	4.28
2	7910	6.08
3	6260	8.81

le métabolisme des phospholipides des chloroplastes (Sissakian et Smirnov, 1956). On a établi que le taux de phosphore lipidique dans les chloroplastes des différentes plantes est de 0.085 - 0.162 % du poids sec; exprimé en lécithine, ceci correspond à 2.19 - 4.18 %. En étudiant les voies de la synthèse des phospholipides dans les chloroplastes, nous partions de la possibilité d'une synthèse directe des phospholipides à partir du phosphate inorganique et d'autre composants des phospholipides qui se trouvent dans les chloroplastes. Cependant, dans les premières expériences d'incubation des chloroplastes des haricots verts avec le phosphate radioactif seul, on n'a pas réussi à déceler la radioactivité dans la fraction lipidique des chloroplastes. Lorsqu'on ajoute au milieu de l'acide adénilique, du succinate et de la glycérine ,on observe une incorporation du phosphore dans les phospholipides qui dépend de la concentration du phosphate radioactif ajouté (tableau 13). En l'absence de l'acide adénilique, le P^{32} n'est pas incorporé dans les phospholipides ce qui prouve que la synthèse des phospholipides dans les chloroplastes passe par l'ATP, c'est-à-dire par la voie des liaisons macroergiques entre l'adénosine-monophosphate et l'orthophosphate avec le passage subséquent du groupe phosphorique ATP sur un accepteur convenable et formation des phospholipides.

Les recherches de M. Mazelis et Stumpf (1955), faites en même temps que nos expériences, ont également montré la possibilité de synthèse des phospholipides par l'ATP dans les mitochondries végétales. Tout ceci prouve que l'ATP est un composé qui non seulement fournit l'énergie pour l'accomplissement de fonctions biochimiques variées, mais représente une sorte de porte par laquelle le phosphate inorganique est entraîné dans le processus du métabolisme.

G. — La synthèse de la liaison macroergique dans les chloroplastes

L'étude des fonctions biochimiques des chloroplastes a montré que c'est dans ces structures que s'opère la synthèse de l'ATP — composé qui joue un rôle très important dans le métabolisme et l'accomplissement des différentes fonctions physiologiques de l'organisme. Les faits et les observations qu'on possède donnent toute raison de croire que la formation de l'ATP dans les chloroplastes semble suivre deux voies différentes : 1. par la phosphorylisation oxydante, c'est-à-dire aux dépens de l'énergie de l'oxydation du substratum de la respiration; 2. par la phosphorylisation photosynthétique, c'est-à-dire comme résultat de la transformation de l'énergie lumineuse directement en énergie chimique des liaisons pyrophosphatées. Il est naturel que l'étude du système cyclophorase dans les chloroplastes présente un grand intérêt pour confirmer ces idées. Il faut dire que la question de la répartition de ce système dans les plantes et, en particulier, dans les chloroplastes, n'a pas encore eu de solution définitive.

En 1951, Millerd, Bonner, Axelrod et Bandurski, et ensuite toute une série d'auteurs, ont montré que les mitochondries isolées des plantes étiolées possèdent la faculté d'oxyder les produits intermédiaires du cycle de Krebs et de synthétiser l'ATP aux dépens de l'énergie d'oxydation des métabolites du cycle. Cependant, l'étude des ferments du système cyclophorase dans les plantes vertes se complique du fait de la grande labilité de ce système, ce qui crée des difficultés sérieuses pour son étude, dont plusieurs ne sont pas encore surmontées. Cependant, des chaînons isolés de ce système catalytique, ainsi que les acides du cycle tricarboxylique ont déjà été décelés dans les tissus verts de différentes plantes.

Néanmoins, en 1954, dans notre laboratoire (Sissakian et Mossolova), il a été démontré que, dans des conditions d'expérience déterminées, les chloroplastes isolés des feuilles de la betterave à sucre et du haricot vert oxydent certains acides du cycle de Krebs. La fig. 17 montre les résultats de l'expérience avec les chloroplastes du haricot vert où l'on voit que les acides fumarique, citrique et succinique sont oxydés par les chloroplastes isolés. En 1955, Ohmura a établi que les chloroplastes provenant des feuilles vertes d'épinards, comme on le voit sur la fig. 18, non seu-

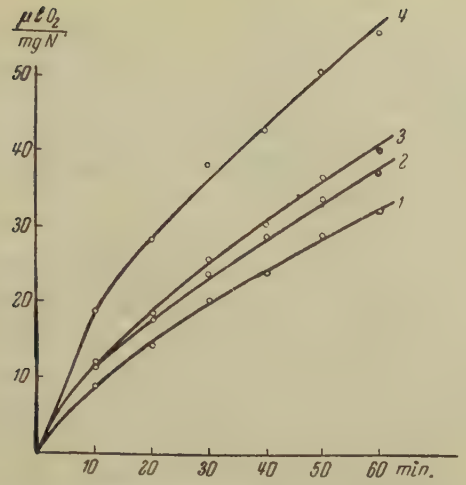


Fig. 17 — Consommation d'oxygène par les chloroplastes isolés des plants de haricot. 1 – chloroplastes; 2 – chloroplastes + succinate; 3– chloroplastes + citrate; 4 – chloroplastes + fumarate.

lement oxydent les produits intermédiaires du cycle de Krebs, mais possèdent également la propriété de combiner l'oxydation avec la phosphorylisation. La même année, Smillie a publié un travail dans lequel il a montré la présence du système cyclophorase dans la fraction des structures protoplasmiques obtenues aussi bien des pousses vertes que des pousses étiolées du pois. L'oxydation s'accompagnait également d'une estérification du phosphate non organique.

De cette façon, à l'heure actuelle, on accumule de plus en plus de faits qui confirment la possibilité d'une synthèse des composés macroergiques dans les chloroplastes aux dépens de l'énergie d'oxydation des produits intermédiaires du cycle des acides tricarboxyliques.

L'hypothèse de l'existence d'une seconde voie de phosphorylisation photosynthétique dans les plastides est liée avec les travaux d'Ochoa, Vishniak, Tolmach, Arnon et d'autres. Dans des conditions déterminées, les chloroplastes isolés peuvent, à la lumière, reconstituer le TPN et le DPN. D'autre part, on savait par des expériences de Lehninger que les mitochondries isolées des tissus animaux sont aptes à réaliser l'oxydation du DPN reconstitué par l'oxygène moléculaire, ainsi que la phosphorylisation de l'ATP. En partant de ces faits, Vichniak et Ochoa ont

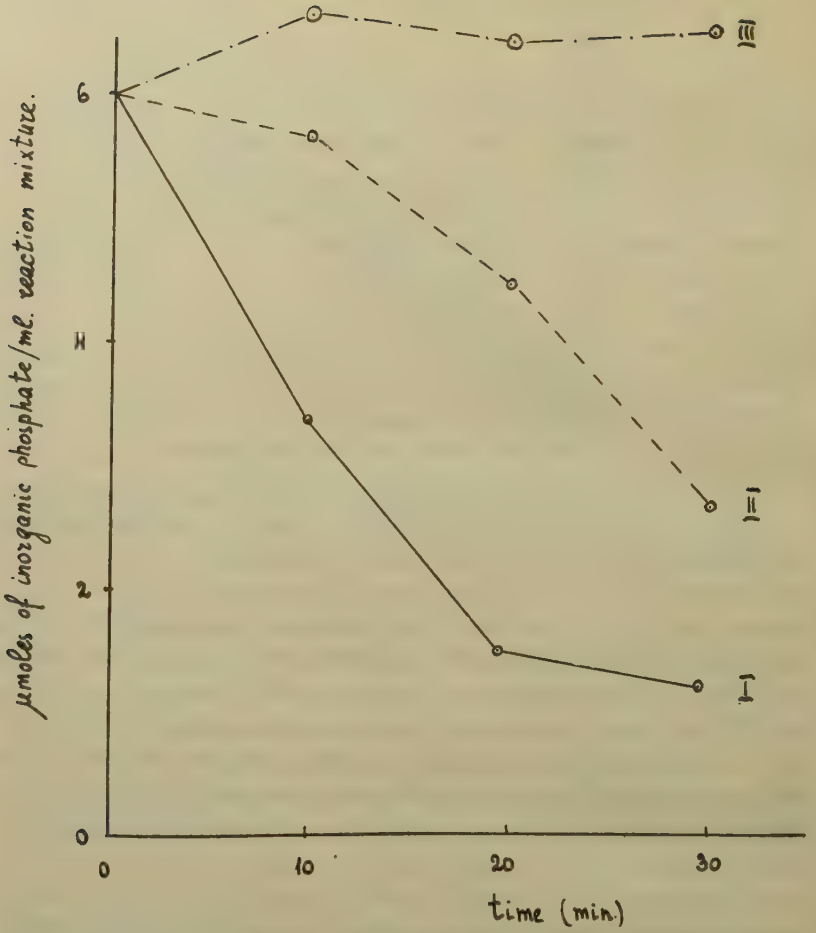


Figure 18 — Phosphorylation dans des fragments de chloroplastes en présence de citrate, à la lumière

I — à la lumière, sans citrate

II — à l'obscurité, avec 0,02 M de citrate

III — (d'après OHMURA) à l'obscurité sans citrate

essayé de lier la réaction de reconstitution du DPN par les chloroplastes à la lumière, avec les processus de phosphorylisation conjuguée se passant en présence des mitochondries.

On a établi que, dans un système composé de chloroplastes et de mitochondries d'origine animale, le DPN reconstitué par les chloroplastes à la lumière pouvait se réoxyder par l'oxygène moléculaire à l'aide des enzymes des mitochondries. Lorsque les

mitochondries du foie de rat se mélangent avec les grains (grana) d'épinards en présence d'ATP, de DPN et de P^{32} à la lumière, la radioactivité de l'ATP augmente 3 fois. Les mitochondries du manguier opèrent une phosphorylisation oxydante tout comme les mitochondries d'origine animale. Dans des conditions analogues, en présence des mitochondries du manguier, la radioactivité de l'ATP augmente 5 fois.

Ces données ont fait supposer à Vichniak et à Ochoa que, lors de la photosynthèse, la formation du phosphate macroergique peut se faire aux dépens de l'oxydation des nucléotides reconstitués photochimiquement par l'oxygène moléculaire. A ce point de vue, le rôle des chloroplastes se limite à un transfert photochimique de l'hydrogène vers le DPN et le TPN. Les données de Millerd et d'autres, montrant que les mitochondries végétales peuvent produire une phosphorylisation oxydante, plaident en faveur de ce point de vue.

Un pas vers la preuve de la présence dans les plastides d'une phosphorylisation photosynthétique a été fait par les travaux d'Arnon et de ses collaborateurs. Leurs recherches ont montré que les chloroplastes intacts, isolés d'épinards, possèdent à la lumière la faculté de synthétiser l'ATP en partant du phosphate non organique et de l'AMP, tandis que dans l'obscurité cette réaction ne se fait pas. Pour cette réaction, on n'a pas besoin d'autres particules cytoplasmiques. L'addition de DPN ou de TPN ne stimule pas la synthèse de l'ATP. Pour cette raison, Arnon pense que la phosphorylisation dans le système chloroplastique diffère de celle qu'on rencontre dans le système chloroplastes-mitochondries, et que la phosphorylisation dans les chloroplastes intacts n'est pas un processus aérobique. Elle pourrait se produire aussi dans les conditions anaérobiques.

Selon les idées d'Arnon, lors de la formation photosynthétique de l'ATP par les chloroplastes, l'énergie lumineuse est utilisée pour la photolyse de l'eau. L'hydrogène qui s'y forme passe à l'oxygène par une série de relais électroniques parmi lesquels on a identifié le flavine-mononucléotide, la vitamine K et l'acide ascorbique. Le processus de la formation photochimique de l'ATP peut être représenté par la réaction suivante (d'après Arnon) (fig. 19) :

$$H_2O \xrightarrow[\text{chloroplastes}]{\text{lumière}} 2e + 2H^+ + |0| \qquad (1)$$

$$2e + 2H + |0| + n.AMP + 2nP_i \rightarrow n.ATP + H_2O \qquad (2)$$

$$\text{Total} : 2nP_i + n\text{AMP} \xrightarrow[\text{chloroplastes}]{\text{lumière}} n.\text{ATP}$$

Figure 19
Photosynthetic phosphorylation
(Arnon, Allen and Whatley)

Ainsi, les faits établis et les observations permettent de parler de l'existence possible d'au moins deux voies de synthèse de l'ATP dans les chloroplastes.

Résumé

Pendant plusieurs années l'étude des chloroplastes a été au centre de l'attention des savants qui s'intéressent aux questions liées à la connaissance de la nature même de la photosynthèse. Pour cette raison, l'attention principale lors de l'étude des chloroplastes a surtout été dirigée vers l'étude de leur fonction photosynthétique. Cependant, l'activité photosynthétique des plastides ne peut pas être considérée en dehors de sa liaison avec le métabolisme général. En effet, ainsi que le montrent les recherches faites dans ces dernières années, les plastides représentent un système dynamique, avec des fonctions biologiques multiples et fortement accentuées. Une étude profonde de la biochimie des plastides non seulement contribue à élucider la question de la localisation des fonctions biochimiques dans ces structures à l'intérieur de la cellule, mais est une base indispensable pour la connaissance de la nature de la photosynthèse. Il est donc évident que chaque pas dans cette direction est important.

Chaque année, l'étude de la biochimie des plastides s'élargit. A l'heure actuelle, on a déjà réuni un nombre certain de faits qui permettent quelques conclusions générales. .

Avant tout, il faut noter que les plastides possèdent un grand assortiment d'enzymes qui se trouvent à l'état libre, à l'état faiblement lié et à l'état solidement lié. Le caractère de la liaison des enzymes avec le complexe protéique des plastides varie au

cours du développement de l'organisme, lorsque son état physiologique change. A mesure du développement, la composition qualitative de l'acide ribonucléique change également. Les études chimiques et électrochimiques des protéines des plastides montrent qu'au cours du développement de l'organisme les protéines des plastides subissent des changements quantitatifs et qualitatifs. Une série de synthèses biochimiques se fait dans les chloroplastes : synthèse de la liaison peptidique, phosphorylisation photosynthétique et phosphorylisation liée avec l'oxydation des métabolites du cycle des acides tricarboxyliques. Tout ceci montre que, dans la fonction biochimique de la cellule végétale, les plastides jouent un rôle extrêmement important et que leur activité biochimique change régulièrement au cours du développement de l'organisme.

BIBLIOGRAPHIE

(La bibliographie concerne le présent article et le précedent)

ALLISON, K.K., SKIPPER, H. E. et REID, M. R., *Journ. Biol. Chem.*, 204, 197, 1953.

ARNON, D. J., *Nature*, 162, 341, 1948.

ARNON, D. J., *Plant Physiol.*, 24, 1, 1949.

ARNON, D. J., *Nature*, 167, 1008, 1951.

ARNON, D. J., ALLEN, M. B. et WHATLEY, F. R., *Nature*, 174, 394, 1954.

ARNON, D. J., WHATLEY, F. R., ALLEN, M. B., *Biochem. et Biophys. Acta*, 16, 605, 1955.

ARNON D. J., WHATLEY, F. R., ALLEN, M. B., *Biochem. et Biophys. Acta*, 16, 607, 1955.

ANDRÉÉVA, T. A., PLYCHEVSKAYA, E. G., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 88, nº 2, 1952.

BOICHENKO, E. A., *Biokimiia*, 12, 153, 1947.

BOICHENKO, E. A., *Biokimiia*, 13, 219, 1948.

BOT, C. M., *Chron. Bot.*, 7, 66, 1942.

BRACHET, J., *Embryologie Chimique*, 1947, Paris.

CHARGAFF, E., *Exptl. cell. Res.*, 1, 24, 1949.

CHIBNALL, A. C., CHANNON, H. I., *Biochem. Journ.*, 21, 479, 1927.

CHIBNALL, A. C., *Protein metabolism in the plant*, New Hafen, 1939.

DE-DEKEN-GRENSON, M., *Biochem. et Biophys. Acta*, 2. 203, 1954.

DU BUY, H. J., WOODS, M. G., LACKEY, M. D., *Science* III, 2891, 572, 1950

EULER, HAHN, L., *Arkiv. Kenti, Mineralogi, Gealogi*, 25, N. 1, I, 1948.

FOWDEN, L., *Biochem. Journ.*, 52, 1310, 1952.

GALLE, E. F., FOLKES, Y. P., *Nature*, 173, N. 4417, 1223, 1954.

GODDART, D. K., STAFFORD, H. A., *Ann. rev. of plant physiol.*, 5, 115, 1954.

GREEN, D., *Biolog. rev.*, 29, 330, 1954.

GUILLIERMOND, A., *The cytoplasm of the plant cell*, 1941.

HOLDEN, M., *Biochem. Journ.*, 51, 4, 433, 1952.
HUMPHREYS, T. E., NEWCOMB, E. H., BOKMAN, A. H., STUMPF, P. K., *Journ. Biol. Chem.*, 210, 941, 1954.
JAGENDORF, A. T., WILDMAN, S. C., *Plant Physiol.*, 29, 3, 270, 1954.
KATES, M., *Nature*, 172, 814, 1953.
KAPLAN, N. O., LIPMANN, F., *Journ. Biol. Chem.*, 174, 37, 1948.
KIESEL, A. R., KASTRUBIN, M. V., *H. S. Zeit. physiol. Chem.* 230, 216, 1934.
KIESEL, A. R., AGATOV, P. A., BESINGER, E. N., KASTRUBIN, M. V., *Biokimiia*, 1, 201, 1936.
KOLESNIKOV, P. A., *Izvestia Akad. Nauk.* ser. *Biol.*, 4, 87, 1950.
KROSSING, G., *Biochem. Zeitschr.*, 305, 359, 1940.
KRASNOVSKI, A. A., BRINE, G. P., *Doklady Akad., Nauk, SSSR*, 95, 611, 1954.
LYNEN, F., *Fed. proc.*, 12, 683, 1953.
LYNEN, F., *Nature*, 174, N. 4438, 962, 1954.
LEHNINGER, A. L., *Journ. Biol. Chem.*, 190, 345, 1951.
LÉVITZKI, G. A. Le chondriosome on moment de la gonogenèse d'Equisctum Palustra, *Vologda*, 1928, en russe.
MAZELIS, M., STUMPF, P. K., *Plant Physiol.*, 30, 3, 237, 1955.
MC CLENDON, H., *Amer. Jour., Bot.*, 40, 260, 1953.
MENKE, W., *Ztschr. Bot.*, 32, 273, 1937.
MENKE, W., JACOB, E., *Z. Physiol. Chem.*, 272, 227, 1942.
MENKE, W., *Z. Physiol. Chem.*, 257, 1, 43, 1938.
METZNER, H., *Naturwiss.*, 39 (3), 64, 1952.
METZNER, H., *Biol. Zentralbl.*, 71, 5/6, 257, 1953.
METZNER, H., *Planta*, 45, 493, 1955.
MILLERD, A., BONNER, J., AXELROD— B., BONDURCKI, R. S., *Proc. Na Acad. sci.*, 37, 855, 1951.
NEISH, A. C., *Biochem. Journ.*, 33, 300, 1939.
NAVACHINE, S. G., *Œuvres choisies*. Edit. de l'Acad. d'URSS, 1951, en russe.
NEWCOMB, E. H., STUMPF, P. K., *Phosphorus metabolism*, Baltimore, 2, 292, 1952.
NEWCOMB, E. H., STUMPF, P. K., *Jour. Biol. Chem.*, 200, 233, 1953.
OHMURA, T., *Arch. Biochem. and Biophys.*, 57, 187, 1955.
OHMURA, T., *Nature*, 176, 407, 1955.
OSSIPOVA, O. P., TIMOFÉEVA, I., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 67, 105, 1949.
OSSIPOVA, O. P., *Izvestia Acad. Nauk SSSR*. Ser. Biol., N. 1 96, 1953.
PEACHY, K., and KREACH, E., *Planta*, 41, 391-395, 1952.
POPJAK, G., TIETZ, A., *Biochem. Jour.*, 54, 4, XXXV, 1953.
POPJAK, G., TIETZ, A., *Biochem. et Biophys. Acta* II, 587, 1953.
POPJAK, G., TIETZ, A., *Biochem. Jour.*, 56, 46, 1954.
POPJAK, G., TIETZ, A., *Biochem. Jour.*, 56, 3, XXIII, 1954.
ROSENBERG, A. I., DUCET, *Compt. Rend. Acad. Sci*, 229, 391, 1949.
SEIFTER, E., *Plant Physiol.*, 29, 403, 1954.
SIRONVAL, C., *Physiol. Plantarum*, 7, 523, 1954.
SISSAKIAN, N. M., KUVAIEVA, E. B., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 62, 121, 1948.

Sissakian, N. M., Kobyakova, A. M., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 61, 1065, 1948.
Sissakian, N. M., Zolkover, A. M., Biriozova, V. I., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 60, 1213, 1948.
Sissakian, N. M., Kobyakova, A. M., *Biokimiia*, 13, 88, 1948.
Sissakian, N. M., Filippovich, I. I., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 67, 517, 1949.
Sissakian, N. M., Tchamova, K. G., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 67, 337, 1949.
Sissakian, N. M., Kobyakova, A. M., *Biokimiia*, 14, 86, 1949.
Sissakian, N. M., Besinger, E. N., Kuvaieva, E. B., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 74, 987, 1950.
Sissakian, N. M., *Enzymatic activity of protoplasmic structures*. Publications of the USSR. Academy of Sciences Moscow, 1951, en russe.
Sissakian, N. M., Besinger, E. N., Kuvaieva, E. B., *Biokimiia*, 16, 358, 1951.
Sissakian, N. M., Melik-Sarkissian, S. S., Besinger, E. N., *Biokimiia*, 27, 626, 1952.
Sissakian, N. M., Besinger, E. N., Kuvaieva, E. B., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 87, 113, 1952.
Sissakian, N. M., Tcherniak, M. S., *Doklady Akad., Nauk SSSR*, 87, 469, 1952.
Sissakian, N. M., Besinger, E. N., Goumilevskaia, N. A., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 91, 907, 1953.
Sissakian, N. M., Mosolova, I. M., *Biokimiia* 19, 485, 1954.
Sissakian, N. M., Smirnov, B. P., *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, 97, 487, 1954.
Sissakian, N. M., Odintsova, M. S., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 97, 119, 1954.
Sissakian, N. M., Besinger, E. N., Goumilevskaia, N. A., Loukianova, N. F., *Biokimiia*, 20, 368, 1955.
Sissakian, N. M. Filippowich, I. I., *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 102, 579, 1955.
Sissakian, D. M., Filippovich, I. I., *Biokomiia*, 21, 163, 1956.
Sissakian, N. M., Smirnov, B. P., *Biokimiia*, 21, 2, 1956.
Sissakian, N. M., Melik-Sarkissian, S. S., Sous presse.
Sissakian, N. M., Odintsova, M. S., Sous presse.
Sissakian, N. M., *Biochemical properties of Plastides*. Proc. III Inter. Cong. Bioch., 1956, Bruxelles.
Sherratt, H. S. A., Evans, W. Ch., *Nature*, 173, 540, 1954.
Smith, J. A. B., Chibnall, A. C., *Biochem. Journ.*, 26, 218, 1932.
Smith, E. L., *Journ. Gen. Physiol.*, 24, 565, 1941.
Smillie, R. M., *Aust. J. of Biol. Sci.*, 8, 2, 186, 1955.
Speer, V. H., Wise, E. C., Hart, M. C., Hayl, F. W., *Journ. Biol. Chem.*, 82, 105, 1929.
Spikes, J. D., Lumry, R., Anderson, D. R., *Ann. Rev. Physiol. Chem.*, 4, 405, 1953.
Spikes, J. D., Lamry, R., Fujii, *Proc. Utah, Acad. Qci.*, 31, 106, 1954.

Stoll, A., Wiedemann, E., Rügger, A., *Ver. Schweiz. Naturforsch.*, 121, 125, 1941.
Straus, W., *Exptl, cell., Res.*, 6, 2, 392, 1954.
Takashima, S., *Nature*, 169, 182, 1952.
Timm, E., *Ztschr., f. Bot*, 38, 1, 1942.
Tolmach, L. J., *Arch. Biochem.*, 33, 120, 1951.
Tolbert, N. E., Cohen, M. S., *Jour., Biol. Chem.*, 2041 649, 1953.
Ullrich, H., *Ztschr., Botanik*, 16, 513, 1924.
Vetcher, A. S., *La nature chimique des plastides*, Méthodes de Recherches. Thèse. 1950, en russe.
Vishniac, W., Ochoa, S., *Jour. Biol., Chem.*, 195, 75, 1952.
Vishniac, W., Ochoa, S., *Jour. Biol. Chem.*, 198, 501, 1952.
Vishniac, W., Ochoa, S., *Fed. proc.* II, 302, 1952.
Vishniac, W., Ochoa, S., *Nature*, 167, 768, 1951.
Vishniac, W., *Abstr. Am. Soc. Plant. Physiol.*, p. 44, 1953.
Yemm, E. W., Folkes, B. F., *Biochem. Jour.* 55, 700, 1953.
Yin, *Nature*, 162, 928, 1948.

28782 Cautorick

A PROPOS DU DÉVELOPPEMENT DES PLANTES PHOTOPÉRIODIQUEMENT SENSIBLES ET DE LEUR PASSAGE A L'ÉTAT SEXUÉ

Par C. SIRONVAL

Docteur en Sciences Botaniques ; Chef de Travaux à l'Université de Liège.

Un progrès considérable a été accompli en Biologie végétale dans les années 1912-1920 lorsque *Tournois* (25), puis *Garner et Allard* (7) prouvèrent que la durée relative des jours et des nuits pouvait influencer le passage des plantes de l'état végétatif à l'état sexué. Pour la première fois, les faits révélaient incontestablement une liaison entre un facteur précis du milieu extérieur et les processus de la sexualisation. Il devait en résulter une impulsion nouvelle à l'étude des relations entre les conditions d'existence et le développement des végétaux.

Actuellement, plusieurs aspects généraux de ces relations sont dégagés. Les travaux de *Lyssenko* (18) ont montré clairement que les exigences et les réactions d'une plante à l'égard du milieu extérieur — par exemple des facteurs du climat — évoluent au cours de sa vie. Cette évolution caractérise le développement qu'il faut distinguer de la croissance : cette dernière résulte de l'accumulation de substances constamment plus ou moins analogues, synthétisées par l'organisme vivant (elle correspond à une augmentation de poids ou de dimensions) ; tandis que le développement correspond l'existence de changements, affectant certaines propriétés de l'organisme, de sorte que ce qui se produit à un moment donné n'est pas exactement semblable à ce qui se produisait autrefois ou à ce qui se produira plus tard.

Le développement peut être grossièrement divisé en plusieurs phases séparées et qualitativement distinctes. Chez certaines espèces, la germination et la formation de la plantule constituent une phase dont l'accomplissement exige une température adéquate : la phase de vernalisation, ou thermophase (thermostade). Lorsqu'elle est complètement achevée, la thermophase est remplacée par une autre, particulièrement sensible à la longueur des jours et, dans certains cas, à la variation des températures au

---

Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, Tome 88, p. 95 (août 1956). — Communication présentée à la séance du 9 octobre 1955.

cours de la journée et de la nuit : c'est la photophase (photostade) que l'organisme parcourt jusqu'à devenir adulte, prêt à fleurir.

Expérimentant, pendant la photophase, les effets de la durée du jour sur la floraison, un certain nombre d'auteurs sont arrivés à la conclusion que la feuille est indispensable à la perception de cette durée (*Knott* (16), *Moshkov* (19), *Kuyper et Wiersum* (17), *Hamner et Bonner* (12), etc...).Une ou plusieurs feuilles, (voire une branche entière) placées dans des durées de jour convenables peuvent provoquer la floraison dans des régions dont les feuilles et les méristèmes sont eux-mêmes dans des conditions inadéquates. Un effet du même type peut être obtenu, dans certains cas, si les feuilles correctement traitées sont séparées du reste de la plante par les tissus d'une greffe, même si la greffe concerne des variétés ou des espèces différentes.

Knott (16) et *Cajlahjan* (5) ont interprété ces résultats en reprenant l'ancienne hypothèse hormonale de *Sachs*. Ils ont l'un et l'autre supposé que les feuilles synthétisent, en photopériode convenable, une hormone florigène (ou un complexe hormonal), migrant vers les méristèmes et capable d'y induire la sexualisation. Cette hypothèse est couramment reprise dans la littérature et elle a servi de modèle à plusieurs autres de même type.

Pourtant jusqu'ici, malgré toutes les tentatives, l'hormone florigène n'a pas pu être isolée. On a essayé, en vain, de la faire passer dans de l'eau (*Moshkov* (19) ; *Withrow* et *Withrow* (25); *Galston* (8) ; *Sironval* (21) [1]; dans une émulsion huileuse (*Sironval*, 21) ou de la capter dans de l'agar (*Moshkov*, 19). Ces échecs sont nets. Ils justifient le doute à l'égard de l'hypothèse de *Knott-Cajlahjan* en sorte qu'on est amené à étudier cette hypothèse de plus près et à la confronter plus strictement avec les faits.

Telle qu'elle a été énoncée par *Cajlahjan* en 1937, l'hypothèse florigène postule que la feuille est capable à elle seule, par l'intermédiaire d'une ou plusieurs substances spécifiquement actives, de provoquer la floraison, indépendamment du stade de développement auquel la plante est parvenue.

Or, chez le fraisier des 4 saisons par exemple, on peut prévoir la floraison en se servant des changements qui affectent la forme des feuilles édifiées sucessivement par un méristème de plus en plus âgé. Lorsque la forme des feuilles se complique rapidement de feuille à feuille, on peut affirmer que le développement du méristème est accéléré et, en même temps, que la floraison se produira tôt. Inversement, lorsque la forme des feuilles évolue lentement, on peut affirmer que le développement du méristème est lent et que la floraison se produira tard. *Le développement du méristème (marqué dans les variations de la forme des feuilles successives) et le déclanchement la floraison finale sont des processus étroitement liés.*

La floraison apparaît comme L'ABOUTISSEMENT du développement, qui progresse vers elle pas à pas, de phase en phase, lorsque les conditions du milieu sont sans cesse convenables, et non pas comme une chose en soi indépendante des étapes antérieures.

Deux expériences d'*Avakian*(1) mettent clairement en évidence l'étroite relation entre la floraison d'une plante et l'état de son développement.

(1) Les expériences de *Hamner et Bonner*, (12) qui observent une induction de la floraison à travers « un contact de diffusion » sont formellement contredites par *Withrow et Withrow* (26).

Cet auteur cultive d'abord des choux de 2 ans en jours longs jusqu'au déclanchement de leur floraison. Il greffe sur ces choux en fleurs de jeunes greffons d'un an qu'il entretient à l'obscurité continue. Dans ces conditions, bien que les portes-greffes fleurissent abondamment, les greffons restent végétatifs. Faisant ensuite l'expérience inverse, *Avakian* greffe des choux de 2 ans, qui cette fois sont stadialement prêts à fleurir, sur des choux d'un an. Les greffons de 2 ans sont à l'obscurité continue, et pourtant ils arrivent à fleurir à la longue, bien que, de leur côté, les jeunes porte-greffes d'un an restent constamment végétatifs.

Dans ces expériences, la floraison ou la non-floraison des greffons est indiscutablement déterminée *par leur état stadial* correspondant en particulier à une certaine préparation des méristèmes s'élaborant progressivement.

La faiblesse de l'hypothèse florigène primitive s'exprime ainsi au travers des faits. Cette hypothèse commet l'erreur de négliger l'état stadial dans l'interprétation de la floraison. Une vue correcte doit inclure les processus de la floraison parmi ceux qui relèvent du développement de la plante.

*
* *

Beaucoup d'auteurs ont cherché à décrire les rapports existant, pendant la photophase, entre la longueur des jours, le fonctionnement des feuilles et le développement de la plante (en particulier des méristèmes) vers la floraison.

On connaît depuis longtemps un certain nombre d'activités fondamentales des feuilles vertes. La respiration, la transpiration, les phénomènes de synthèse des sucres, diverses activités fermentaires, etc... ont été étudiées dans les limbes pour plusieurs espèces. L'intensité de ces processus pour une espèce et pour un limbe donné varie chaque jour selon un rythme défini. Ces variations sont en relation avec les fluctuations journalières de la température ambiante, de l'humidité de l'air, de l'intensité de la lumière, et surtout avec l'alternance des jours et des nuits.

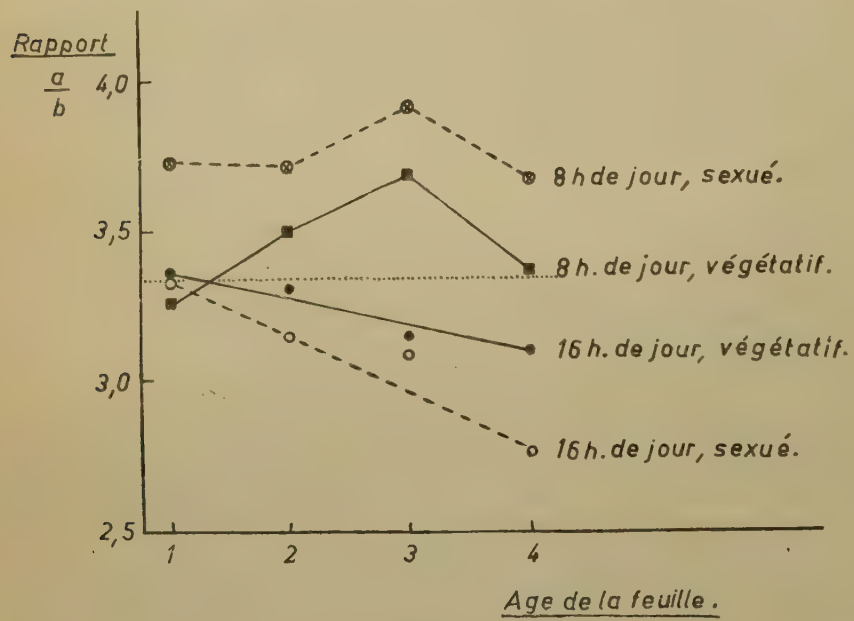
Les rythmes fermentaires, par exemple, sont partiellement dépendant de la longueur des jours (voir *Bunning* (4), *Harder* (13), *Ehrenberg* (7), etc...) ; ils se modifient dans une certaine mesure lorsqu'on change la durée de la photopériode ; à l'obscurité totale et en milieu constant, ils se maintiennent d'abord, puis s'atténuent lentement. De même, les échanges gazeux se transforment en rapport avec la photopériode. *Gregory, Spear* et *Thimann* (11) ont mis en évidence, à cet égard, des différences très nettes dans l'absorption du CO^2 chez Kalanchoe Blossfeldiana selon que la durée du jour est longue ou courte. De même encore, l'accumulation des pigments chlorophylliens est fortement altérée par le transfert d'une photopériode longue dans une courte, et inversément. (*Sironval*, 22 ; *Cheuvart*, 6).

Même si on agit sur l'alternance des jours et des nuits par des moyens subtils qui, sans modifier profondément cette alternance en apparence, empêchent cependant l'accomplissement de la photophase, on constate des troubles dans le chimisme et dans la physiologie de la feuille.

Ainsi, lorsqu'on éclaire au milieu de la longue nuit qu'exige Kalanchoe Blossfeldiana dans sa photophase, on arrête le déroulement de cette dernière et on empêche la floraison (*Harder* et *Bode*, 14). L'éclairement peut être très court : une minute suffit. Pourtant, un éclairement de cet ordre change nettement le cours de l'absorption du CO^2 par les feuilles (Gregory, Spear et Thimann, 11).

Des faits analogues s'observent chez le fraisier des quatre saisons à fruits rouges et à stolons : le refroidissement de la température chaque jour aux environs de midi ralentit, chez cette espèce, le déroulement de la photophase ; la floraison en est retardée. Mais parallèlement, le métabolisme des pigments est modifié de façon notable.

Dans tous ces cas, le milieu ambiant (photopériode et régime des températures) agit



diagr. 1

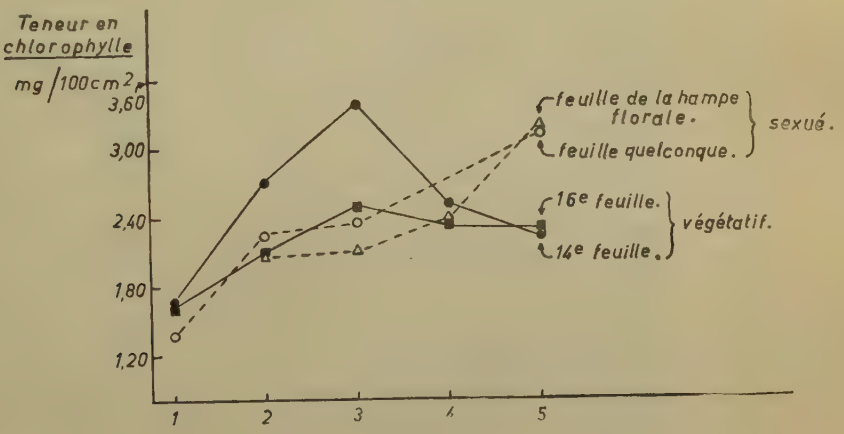
Valeurs moyennes du rapport $\frac{a}{b}$ en jours longs et en jours courts, dans les feuilles du fraisier des quatre-saisons, à la phase végétative (avant la 16e feuille) et à la phase sexuée du développement.
(1) jeunesse foliaire ; (2) début de l'état adulte : la feuille s'étale ; (3) état adulte : la feuille est étalée ; (4) sénescence : la vieille feuille se couche sur le sol à la périphérie du bouquet foliaire.
On voit que les rapports sont plus bas en 16 h. de jour qu'en 8 h., surtout lorsque les plantes sont en fleurs, et surtout dans les feuilles sénescentes.

à la fois sur la mise à fleur et sur l'une ou l'autre caractéristique du métabolisme foliaire.

L'étude de l'accumulation et de l'élimination des piments chlorophylliens dans les limbes attire spécialement l'attention. D'une part, des observations indiquent, chez diverses plantes, que les teneurs en pigment sont très affectées par la durée des jours et l'état du développement (voir par exemple, *Bode* (2) ; *Taranez* (24)) ; d'autre part, divers travaux de *Borthwick*, *Parker* et *Hendricks* et de leur école (20) démontrent que

les longueurs d'onde les plus efficaces par leurs effets photopériodiques se situent dans le rouge aux environs de 660 mμ maximum d'absorption de la chlorophylle (a) dans le visible.

Ces dernières années, nous avons suivi le métabolisme pigmentaire chez le fraisier des quatre saisons qui, comme on le sait, exige absolument des jours longs pour accomplir sa photophase et fleurir. Nous avons trouvé que, chez ce fraisier, la teneur des feuilles en chlorophylle est beaucoup plus élevée en jours longs qu'en jours courts. Les teneurs élevées en jours longs résultent de variations se produisant chaque jour selon un certain rythme (1) ; tandis que les teneurs basses en jours courts résultent d'un autre rythme (*Sironval*, 22). De même, il apparaît que le rapport entre les quantités de chlorophylle (a) et de chlorophylle (b) n'est pas du tout le même en jours longs qu'en jours courts ; sa valeur est généralement inférieure en jours longs (diagr 1). Par ailleurs, en jours longs, la quantité de pigment change d'une feuille à la suivante au cours du développement, tandis qu'elle varie peu de feuille à feuille en jours courts. Enfin à la fin de la photophase, juste avant la floraison, on voit s'installer un métabolisme particulier caractérisé par la persistance de l'accumulation des pigments dans la vieille feuille, accompagnée d'une dépression de cette accumulation dans la jeunesse foliaire (diagr. 2). Ce métabolisme ne s'installe jamais si le jour est court et parallèlement la plante ne fleurit pas.



diagr. 2

Variations de la teneur en chlorophylle totale au cours de la croissance du limbe, dans les conditions normales de culture en jours longs, d'une part, chez une plante végétative (14e et 16e feuille), et d'autre part, chez une plante sexuée.
(1) jeunesse foliaire ; — (2) début de l'état adulte : la feuille s'étale ; (3) état adulte : la feuille est étalée ; (4) début de la sénescence : la feuille s'abaisse vers le sol à la périphérie du bouquet foliaire ; (5) sénescence : la feuille est couchée contre le sol.
On voit que, chez la plante sexuée, la feuille accumule constamment du pigment, bien que d'une manière ralentie autour de l'état adulte ; tandis que, chez la plante végétative, le pigment s'élimine au cours de la vieillesse [de (3) à (5)].

(1) Des variations journalières de la teneur en chlorophylle sont également décrites notamment par *Bukatsch* (3) dans des conditions et avec un matériel différents du nôtre.

Lors du transfert des plantes de jours longs en jours courts (ou inversément de jours courts en jours longs), on observe des variations très rapides de la teneur. Chaque fois, ces variations s'accompagnent de modifications dans le rapport des deux chlorophylles (a) et (b), plus élevé en jours courts qu'en jours longs.

Ces faits supportent l'idée que, chez le Fraisier, *la durée des jours est non seulement perçue par des pigments du type (ou parents) de la chlorophylle* (comme l'indiquent les données de *Bortwick, Parker et Hendrickx*) MAIS QU'ELLE AGIT *directement sur le métabolisme même de ces pigments*, le déterminant en quelque sorte.

De ce point de vue, le fait qu'il s'intalle à la fin de la photophase, puis chez la plante en fleur en jours longs un certain type d'accumulation des pigments, qui n'est pas observé auparavant est extrêmement significatif. *On assiste incontestablement à l'élaboration progressive d'un fonctionnement nouveau, sur la base des conditions photopériodiques adéquates* (fonctionnement qui ne se forme absolument pas dans des conditions de jours courts, inadéquates à la floraison) *et qui est caractéristique de l'état sexué de la plante.*

Ce fonctionnement est très spécial à plus d'un égard. On peut par exemple montrer qu'il correspond à une liaison plus faible des pigments aux protéines des chloroplastes qu'à l'état végétatif. Il aboutit à un enrichissement considérable des feuilles en chlorophylle (b) : c'est dans la feuille vieille de la plante sexuée en jours longs qu'on trouve les rapports $\frac{\text{quantité de chlorophylle (a)}}{\text{quantité de chlorophylle (b)}}$ les plus bas (diagr. 1 ; 16 h. de jour, sexué, feuille senescente). Enfin, le fonctionnement des plantes en fleurs est remarquablement sensible au transfert dans des conditions de jours courts, nuisibles à l'expression de l'état sexué ; la diminution de teneur globale lors du transfert est très rapide, et la modification du rapport $\left(\frac{a}{b}\right)$ beaucoup plus marquée qu'à l'état végétatif (voir sur le diagr. 1, plantes sexuées cultivées en 8 h. de jour).

Toute une série d'expériences prouvent que chaque fois qu'on retarde l'installation de ce métabolisme chlorophyllien particulier, en modifiant la photopériode dans la photophase (ou le régime des températures), on retarde du même coup la floraison, tandis que lorsqu'on avance cette installation, la floraison est parallèlement hâtée. Une photopériode adéquate décide simultanément de sa formation dans les feuilles et du déclanchement de la floraison. *Un rapport précis existe, qui lie la floraison de la plante à un mode déterminé d'accumulation des pigments.* (1)

*
* *

La valeur extrêmement basse du rapport $\left(\frac{a}{b}\right)$ chez les vieilles feuilles des fraisiers en fleurs, dans les conditions du milieu normal (jours longs), et la lenteur correspondante de l'accumulation au cours de la jeunesse foliaire, puis à l'état adulte, constituent les deux caractéristiques les plus frappantes de la sexualisation de la plante.

(1) L'ensemble de ces données est exposé en détail dans un mémoire actuellement en préparation.

figure 1

Six plants pris parmi une série de cinquante qui ont été isolés très tôt de leur plante-mère et cultivés à part sans aucun traitement particulier. Les bourgeons axillaires (b) des hampes florales en croissance au moment de l'isolement ont donné presque partout une ou plusieurs feuilles trifoliées, à la place d'une ou plusieurs fleurs. Seuls, les boutons floraux principaux des hampes (a) ont fleuri : parfois, comme en (c), ils ont avorté : on en voit les restes desséchés.

figure 2

Six plants d'une série de vingt-cinq parallèle à celle de la figure 1, qui ont ete traités par l'extrait insaponifiable. Les bourgeons axillaires (b) ont donne des fleurs dans presque tous les cas. Par ailleurs, on voit partout, en (a), les fleurs issues des boutons principaux des hampes.

Un équilibre métabolique stable propre à la plante sexuée est évidemment atteint. Il résulte sans doute d'un arsenal enzymatique spécial.

Le rapport anormalement bas et la lenteur de l'accumulation pourraient par exemple s'expliquer par une activité hydrolytique relativement plus grande de la chlorophyllase qui, comme on le sait, attaque beaucoup plus facilement la chlorophylle (a) que la chlorophylle (b).

Le fait que l'activité hydrolytique de quelques enzymes hydrolytiques augmente relativement dans les feuilles des plantes qui fleurissent est démontré par une expérience de SISSAKIAN et KOBIAKOVA (23) sur le soleil. Ces auteurs constatent que lorsqu'on coupe la fleur de la plante, la synthèse du saccharose dans les feuilles l'emporte sur son hydrolyse, tandis que lorsqu'on laisse la fleur, l'hydrolyse l'emporte sur la synthèse. De même, lorsque la fleur est laissée, la synthèse des protéines est nulle. La synthèse est par contre élevée lorsque la fleur est enlevée.

L'hypothèse d'une augmentation de l'activité hydrolytique de la chlorophyllase chez les plantes en fleurs trouve par ailleurs un support dans des expériences que nous avons réalisées depuis 1948-1949, où certains produits ont un effet activant sur la floraison.

Ces expériences sont conduites en partant de plants de fraisiers qu'on isole très tôt, en sectionnant le filet qui les rattache à leur plante mère. Ainsi isolés, les plants cessent de fleurir normalement, même si les conditions de leur culture sont convenables (jours longs et température ordinaire) : l'un des bourgeons de la hampe florale donne, dans un grand nombre de cas, des feuilles trifoliées à la place des fleurs initiées normalement (fig. 1) ; la hampe est évidemment privée de certains éléments nécessaires à l'expression normale de sa floraison.

Or, la floraison des plants isolés est partiellement rétablie par l'aspersion sur les feuilles d'une solution éthérée contenant une certaine quantité de la fraction insaponifiable brute extraite des limbes adultes de plantes en fleurs (fig. 2). L'extrait insaponifiable brut est un mélange complexe contenant des hydrocarbures, des stérols, des pigments caroténoïdes, et aussi de la vitamine E et de la vitamine K, produits dont on connaît les rapports chimiques avec le phytol. Dans des expériences récentes, il est apparu que la vitamine E appliquée seule donne un effet semblable à celui de l'extrait total (1).

L'activité particulièrement nette de la vitamine E indique que ce produit est certainement utile à la floraison normale des plants de fraisier. On peut supposer qu'au cours du développement, la vitamine E est synthétisée en grande quantité lors de l'installation du métabolisme de l'état sexué : sa synthèse se ferait à ce moment à partir du phytol libéré par une hydrolyse relativement plus active des chlorophylles.

Il faut insister sur le fait que les effets de la vitamine E sont observés sur un matériel potentiellement sexué — le plant isolé — dont le fonctionnement biochimique

(1) Il est possible que la vitamine K soit également active : une expérience de *Hemberg* et *Lowen* (15) sur *Datura* traité par la vitamine K a donné une augmentation significative du nombre de capsules.
Pour notre part, nous n'avons pas expérimenté la vitamine K.

et physiologique est analogue à celui de la plante en fleurs, *mais qui est artificiellement accentué par l'isolement*. Diverses applications, tant de l'extrait insaponifiable total, que de ses fractions, sur des plantes végétatives d'âges divers n'ont pas provoqué la floraison. Une constatation du même genre est faite dans un travail récent de Gorter (10). Cet auteur se sert d'acide triiodobenzoïque et active, dans certains cas, la formation des fleurs. Il souligne que l'action n'est constatée que chez les individus sexués au préalable.

Ceci met en évidence l'importance décisive de l'état stadial : *nous croyons légitime de supposer que, chez les plantes photosensibles, l'élaboration progressive d'un certain métabolisme des pigments chlorophylliens propre à l'état sexué* — à la suite d'une série de transformations jalonnant le déroulement des phases successives du développement dans un milieu adéquat — *est l'une des bases essentielles de la production de substances qui, comme la vitamine E, exercent une action dans les méristèmes et orientent leurs activités vers la formation des fleurs.*

Laboratoire de physiologie végétale et Centre des hormones végétales (I.R.S.I.A.). Institut de Botanique de l'Université de Liège.

Bibliographie

1. Avakian, A. A. — Processus stadiaux et production d'une hormone florigène (en russe) ; Agrobiologia, **1**, 1948.
2. Bode, O. — Uber die Zusammenhänge zwischen CO^2 Assimilation und Photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana* ; Planta, **33**, 278-289, 1942.
3. Bukatsch. F. — Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen — I. Zeitschr. f. ges. Naturwiss., **7/8**, 263-272 ; 1939.
   II. Zeitschr. f. ges. Naturwiss., **7/8**, 197-198 ; 1940.
4. Bünning, E. — Der tagesperiodische Verlauf der Substanzproduction und speziell der Zellulosesynthese in Beziehung zur photoperiodischen Reactionsweise ; **Planta, 39**, 460-470 ; 1951.
5. Cajlahjan, M. H. — La théorie hormonale du développement des plantes. (en russe) ; Moscou, 1937.
6. Cheuvart, Ch. — Expériences sur le développement de *Cannabis sativa L.* (sexualité et pigments foliaires) à température constante et sous différents régimes de photopériodisme ; Bull. Acad. Sci. Belg., **60**, 1152-1168 ; 1954.

7. Ehrenberg, M. — Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen ; Planta, **38**, 244-280 ; 1950.

8. Galston, A. W. — Transmission of the floral stimulus in soybean ; Bot. Gaz., **110**. 495-501 ; 1949.

9. Garner, W. W. et Allard, H. A. — Effect of relative length of day and night and others factors of the environment on growth and reproduction of plants ; Journ. Agr. Res.., **18**, 555-606 ; 1920.

10. Gorter, C. J. — The flowering response of *Phaseolus vulgaris* to 2.3.5. triiodobenzoïc acid and its Cl - and Br - analogues ; Proceed. Koningl. Acad. Wetensch. Amsterdam, **57**. 606-616 ; 1954.

11. Gregory, F. G., Spear, I. et Thiman, K. V. — The interrelation between CO^2 metabolism and photoperiodism in Kalanchoe ; Plant. Phys., **9**, 220-229 , 1954.

12. Hamner, K. C. et Bonner, D. — Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development ; Bot. Gaz., **100**, 338-431 ; 1938.

13. Harder, R. — Uber die endogene Tagesrhythmik der Fermentactivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalankoe blossfeldiana* und Phaseolus multiflorus ; Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, 1-13 ; 1949.

14. Harder, R. et Bode, O. — Uber die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung, und die Blattsukkulenz bei der Kurztagplanze *Kalankoe blossfeldiana* ; Planta, **33**, 469-504 ; 1943.

15. Hemberg, T. et Lowen, B. — The effect of Vitamin K and Naphtalene acetic acid on *Datura* ; Svensk farm. tidsk., **58**, 938-946 ; 1954.

16. Knott, J. E. — Effect of localised photoperiod on spinach ; Proceed. Am. Soc. Hort. Sci., **31**, 152-154 ; 1934.

17. Kuyper, J. et Wiersum, L. K. — Occurence and transport of a substance causing flowering in the soybean ; Proceed. Koningl. Acad. Wetensch. Amsterdam, **39**, 114-142 ; 1936.

18. Lyssenko, T. D. — Les bases théoriques de la vernalisation ; publié en 1935. Traduction française : Agrobiologie, 5-63 ; Editions en langues étrangères, Moscou, 1953.

19. Moshkov, B. S. — La nature physiologique de la réaction photopériodique des feuilles (en russe) ; Problemi botaniki, 367-405, Moscou ; 1950.

20. Parker, M. W., Hendricks S. B. et Bortwick H. A. — Photoperiodic responses of plants and animals ; Nature, **169**, 242 ; 1952.

21. Sironval, C. — Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du Fraisier des quatre-saisons à fruits rouges ; Mém. Acad. Sci. Belg. ; 1951.

22. Sironval, C. — A propos du métabolisme de la chlorophylle dans la feuille (ses rapports avec la floraison) ; Bull. Soc. Roy. Bot. Belge., **85**, 282-295 ; 1953.

23. Sissakian, N. M. et Kobiakova, A. M. — Sur la modification expérimentale du sens de l'activité fermentaire dans les cellules vivantes des plantes (en russe). Biochimija, **6**, 1 ; 1941.
24. Taranez, A. — Absorption de la lumière par la chlorophylle et rétention d'eau par les tissus en rapport avec la réaction photopériodique des plantes ; Ann. Sci. Nat. (Bot.) ; 11e série, **110**, 21-27 ; 1950.
25. Tournois, J. — Etudes sur la sexualité du houblon ; Ann. Sci. Nat. (Bot.) 9e série ; **19**, 49-191 ; 1914.
26. Withrow A. P. et Withrow R. B. — Translocation of the flowering stimulus in Xanthium ; Bot. Gaz., **104**, 409-416 ; 1943.

(*Reprinted from Nature, Vol.* 178, *pp.* 1357–1358, *Dec.* 15, 1956)

Action of Day-length upon the Formation of Adventitious Buds in *Bryophyllum tubiflorum* Harv.

In recent experiments I have found that day-length strongly influences the formation of adventitious buds in *Bryophyllum tubiflorum* Harv.

Two series of young plants were selected : one was grown during short days (8 hr.), the other during long days (16 hr.), in an ordinary greenhouse in summer. The plants of the two series grew normally ; however, progressively, the 8-hr. plants began to differ from the 16-hr. plants in two principal respects : (1) their stems and leaves remained somewhat smaller ; (2) already in the first months of culture, the former were totally unable to produce new adventitious buds, whereas in the same time, the long-day plants produced a great number of such buds.

The situation became still more marked during the following months until the end of the experiment (4 months) : only the leaves of the 16-hr. plants had initiated adventitious buds (Fig. 1).

It could be demonstrated that this effect is related to differences in the internal properties of the leaves of the two kinds of plants, caused by the day-length they had received. This is particularly evident in the following experiment.

Fig. 1. Adventitious buds on *Bryophyllum tubiflorum* Harv. leaves after 4-month culture. Left, 16-hr. plants ; right, 8-hr. plants. Only the long-day plants produce buds (arrows)

After 4 months culture, all the leaves were removed from the 8-hr. and 16-hr. plants and placed horizontally on a moistened sand surface. The culture was placed in an ordinary greenhouse in summer with sufficient humidity. One series of leaves were subjected to long-day treatment, and the other to short-day treatment. Thus four series were formed : (1) leaves taken from long-day plants and given long-day treatment ; (2) leaves taken from long-day plants and given short-day treatment ; (3) leaves taken from short-day plants and given long-day treatment ; (4) leaves taken from short-day plants and given short-day treatment.

Only the long-day leaves (series 1 and 2) were able to produce new adventitious buds ; these buds were normally situated at the apical end. At the same time, the short-day leaves (series 3 and 4) remained incapable of initiating such buds. However, after one month of culture on moistened sand, these short-day leaves began to develop a certain number of young buds at their basal end, where the long-day leaves had produced very few after several months.

It should be noted that the result was the same when the separated leaves were given either long-day (series 1 and 3) or short-day (series 2 and 4) treatment. This indicates that after the cutting of the leaves the day-length has no noticeable action upon bud formation ; only the day-length given to the mother-plant before cutting has a decisive effect (Table 1).

Table 1. Effect of Day-length upon Bud Formation by *Bryophyllum* Leaves. Number of Buds made by 50 Cut Leaves per Series, in a Period of Three Months

Series	*Bryophyllum* mother-plants cultivated in :	Cut leaves placed in :	No. of apical buds	No. of basal buds
1	16 hr.	16 hr.	63	6
2	16 ,,	8 ,,	57	5
3	8 ,,	16 ,,	9	18
4	8 ,,	8 ,,	0	11

There is no doubt that day-length influences profoundly the properties of the *Bryophyllum tubiflorum* leaves, modifying specially their polarity in regard to adventitious bud formation.

C. Sironval

Laboratoire de Physiologie végétale
et Centre des Hormones Végétales (IRSIA),
Université de Liège.

Sept. 25.

Printed in Great Britain by Fisher, Knight & Co., Ltd., St. Albans.

Qu'est-ce que le photopériodisme ? (*)

par

C. Sironval,
Docteur en Sciences.

On sait que les plantes sont extrêmement sensibles aux divers facteurs du milieu ambiant : propriétés du sol, quantité d'eau disponible, intensité et qualité de la lumière reçue, température de l'air, etc... Ces dernières années, les physiologistes ont entrepris d'étudier systématiquement le mode d'action de ces facteurs.

Le progrès des observations porte notamment sur le rôle de l'alternance régulière, par 24 heures, d'un jour et d'une nuit d'une certaine durée. L'intervention de cette alternance dans la vie des végétaux supérieurs est d'abord apparue par le bief des mouvements nyctagéniques ; mais à partir des années 1920-1930, on a commencé à accorder une attention plus particulière à son action sur le déclenchement de la floraison.

Dans un climat donné, la floraison de chaque espèce (ou variété) est une chose extrêmement régulière au point qu'on caractérise couramment telle ou telle plante par la date de sa mise à fleurs, et que les flores en font usage. Cependant dès qu'on transfère d'un climat dans un autre, des troubles se produisent qui peuvent aller jusqu'à la stérilisation totale. Ceci montre que les conditions climatiques peuvent intervenir dans leur ensemble pour altérer la floraison. C'est par exemple ce qui se produit, selon Gravis, dans la pédocarpie de *Plantago coronopus*.

Toutefois, dans certains cas, l'un ou l'autre facteur précis de l'environnement joue un rôle déterminant. La première démonstration absolument claire en a été apportée par Tournois. Travaillant le Houblon et le Chanvre et reprenant une série d'observations de Figdor (1911), cet auteur prouve indiscutablement, entre 1912 et 1914, que la durée des jours est absolument décisive dans le déterminisme de la pédocarpie.

L'observation du phénomène est simple : semés en février, les Chanvres croissent à peine et fleurissent aussitôt, alors qu'ils ont

(*) Résumé d'une conférence faite à l'Association des Ingénieurs agronomes sortis de Gembloux.

15 à 25 cm de haut — c'est une pédocarpie typique. Au contraire, semés fin avril, les mêmes Chanvres croissent fortement et fleurissent tard, alors qu'ils ont deux mètres.

Tournois démontre que, si les semis de février sont pédocarpiques, il faut y voir l'effet direct de la durée courte des jours de l'hiver. Il sème des Houblons et des Chanvres en avril et en mai dans des jours longs. Il fait deux séries : l'une est recouverte une partie de la journée, de manière à réaliser des jours de 6 heures alternant avec des nuits de 18 heures : elle fleurit aussitôt, et la floraison est pédocarpique ; l'autre reçoit les jours normaux longs du printemps puis de l'été : elle fleurit très tard, et les plantes sont très hautes.

Les faits sont évidents : la durée courte des jours appliqués aux Chanvres et aux Houblons provoque leur floraison hâtive.

Quelques années plus tard, en 1919-1920, Garnier et Allard retrouvent un phénomène du même genre chez toute une série de plantes. Ils introduisent le terme *photopériodisme* pour le désigner. Il leur apparaît qu'on doit distinguer au moins deux classes de végétaux : une première classe qui, comme le Chanvre ou le Houblon, est amenée à fleurir lorsque les jours sont raccourcis : ce sont des plantes de jours courts ; et une deuxième classe qui fleurit lorsque les jours sont suffisamment longs : ce sont les plantes de jours longs.

Nous savons aujourd'hui que cette classification est beaucoup trop simple. Certes, on peut grossièrement affirmer que *Perilla nankinensis*, *Kalanchoe Blossfeldiana* et *Cannabis sativa* sont trois espèces « de jours courts » parce qu'elles fleurissent en jours courts. Mais un examen approfondi des réactions oblige à voir en elles des types tout à fait distincts. Ainsi *Perilla* fleurit aussitôt, dès le semis en jours courts ; dans ces conditions, la floraison est pédocarpique. *Cannabis* se comporte d'une manière analogue. De ce point de vue, les deux espèces se rapprochent et elles se distinguent nettement de *Kalanchoe :* ce dernier fleurit mieux et plus vite lorsque les jours courts sont appliqués, non dès le semis, mais après un séjour préalable en photopériode longue. Toutefois, le comportement de *Perilla* n'est pas identique à celui de *Cannabis : Perilla* ralentit sa floraison, puis cesse de fleurir, quand on le transfère de jours courts en jours longs, tandis que *Cannabis* arrête sa floraison un moment, pour la reprendre un peu plus tard (cette fois en jours longs).

Comme on le voit, la réaction photopériodique est spécifique. L'un des aspects les plus intéressants de cette spécificité réside dans le moment où la durée du jour agit. On peut généralement définir une phase du développement où la mise à fleurs peut-être excitée, et une autre phase où il n'en est rien. La phase sensible est appelée *photophase*. Très souvent, la photophase se présente après que la

plante a subi au préalable des conditions déterminées de température. On trouve alors se succédant au cours du développement, d'abord une *thermophase*, — au cours de laquelle une certaine température est exigée, — et ensuite la *photophase*.

Les blés d'hiver, à propos desquels LYSSENKO a proposé ces notions en 1927, constituent un exemple excellent de tels comportements, qui caractérisent un grand nombre de plantes bisannuelles (*Hyoscyamus niger;* la Betterave ; etc...). Actuellement, des installations spéciales, telles le *Phytotron* de Liège, permettent de les étudier et de les décrire avec exactitude.

* * *

Une question vient naturellement à l'esprit :

Que se passe-t-il durant la photophase ? Pourquoi la durée des jours y devient-elle susceptible de déterminer la mise à fleurs ?

Dès après 1930, et surtout à partir de 1933-1934, une théorie a largement dominé, qui répondait à cette question : celle de *l'hormone florigène*.

Son origine doit être trouvée dans des recherches parallèles de KNOTT, MOSHKOV, CAJLAHJAN, HAMNER et BONNER, etc... Diverses expériences de ces auteurs prouvent indiscutablement que ce sont les feuilles qui « sentent » la durée de jour, et non le méristème. Ce dernier réagit par la floraison à une commande *venant des feuilles* placées en photopériode convenable. La « commande » peut traverser une greffe. Elle est de même nature chez les plantes de jours courts et de jours longs.

De là, l'idée développée par CAJLAHJAN en 1936, de la production dans les limbes, en durée de jours adéquate, d'une hormone migrant vers les méristèmes et y excitant la formation des fleurs.

Vers 1940, les preuves se sont accumulées. Les expériences ont été reprises, répétées et étendues, et elles se sont mutuellement confirmées. Cependant, malgré de nombreux efforts, l'hormone florigène refuse de se laisser identifier. Dès lors, il en résulte un certain doute qui s'est accentué d'autant plus que quelques résultats sont difficilement interprétables par la seule théorie hormonale.

Ainsi, il est absolument certain qu'on ne peut concevoir l'action de l'hormone florigène sur un méristème comme devant provoquer *nécessairement* la mise à fleurs, *quel que soit l'état physiologique de ce méristème*. Au contraire, de plus en plus, cet état apparaît comme étant absolument essentiel. AVAKIAN le montre clairement dans ses expériences sur les Choux, et les faits exposés par ZIERACKS vont dans le même sens. Les données de cet auteur indiquent que chez *Sinapis*, par exemple, les cotylédons sont capables d'avoir

à eux seuls une action florigène en rapport avec la photopériode. Mais cette action s'exerce seulement lorsque le méristème en croissance, — et en général l'ensemble de la plante —, est parvenu à un certain stade de son développement.

Par ailleurs, d'autres faits ont amené une série de chercheurs, en particulier Von Denffer et Lona, à envisager, en opposition avec l'hypothèse florigène, l'existence de processus antiflorigènes. Selon ces auteurs, la floraison en photopériode convenable dépendrait bien plus de l'élimination de processus inhibant la floraison, que de la production de substances qui lui seraient favorables.

Enfin, il faut insister sur le fait que l'action de la durée des jours sur la mise à fleurs est difficile à isoler d'une série d'autres processus. La photopériode agit aussi sur la forme des feuilles (Harder, Sironval, Lona, etc.), sur la croissance et les dimensions de divers organes, sur certains caractères anatomiques, etc. Ceci conduit Harder à proposer d'autres hormones que le florigène, également synthétisées en rapport avec la photopériode, et qui seraient responsables de tel ou tel comportement particulier.

* * *

Dans ces conditions, l'importance que revêt, — en dehors même de la considération des hypothèses hormonales —, l'étude du fonctionnement des feuilles s'est considérablement accrue.

Les feuilles perçoivent la photopériode. Elles sont susceptibles de fonctionner de manière à promouvoir la formation de fleurs à partir de méristèmes stadialement prêts à réagir.

Une foule de données expérimentales suggèrent que le fonctionnement des feuilles doit être tel qu'il existe d'une part, une série de photopériodes où les échanges de substances sont favorables à la mise à fleurs, et d'autre part, une série d'autres où les échanges sont défavorables. La limite entre les deux catégories photopériodiques est nettement tranchée. Dans certains cas, elle tient à quelques dizaines de minutes pour une température déterminée (expérience de Moshkov sur *Chrysanthème* et de Lang et Melchers sur *Hyoscyamus*). Ceci indique qu'un certain équilibre est nécessaire entre ce qui se passe dans la journée et ce qui se passe dans la nuit. Surtout chez les plantes de jours courts, la période de nuit est aussi nécessaire que la période de la lumière. On peut même instituer des rythmes de jour et de nuit n'existant pas dans la nature, mais permettant cependant la floraison, à condition qu'ils correspondent à l'équilibre jour-nuit convenable (expérience de Schmitz).

Cette notion est singulièrement soulignée par le fait qu'un éclair de lumière donné durant la nuit a une importance décisive (Har-

DER et BODE sur *Kalanchoe;* CLAES sur *Hyoscyamus*). L'éclair trouble profondément l'équilibre introduit : dans certains cas, il en détermine un autre (par exemple, lorsqu'il est suffisamment intense et lorsqu'il se situe au milieu de la nuit).

Les faits ont généralement été interprétés en imaginant, dans les limbes, des synthèses différentes de jour et de nuit. Une série de schémas sont avancés (HARDER et BODE, HAMNER, GREGORY, VAN DE SANDE-BACKHUYZEN, WAREING et CARR), tandis que, pour sa part, BUNNING développe la théorie du rythme « endogène ».

Aucun de ces schémas ne prétend rendre compte de toutes les données expérimentales. Ils s'efforcent plutôt de supputer ce qui pourrait se passer.

Ils ne tiennent pas compte, entre autres choses, d'une série d'observations selon lesquelles *la qualité* de la lumière, fournie pendant l'éclair nocturne, n'est pas indifférente aux effets obtenus. L'équipe de BORTHWICK-PARKER-HENDRICKS et de leurs collaborateurs, ainsi qu'une pléiade d'autres chercheurs (KATUNSKIJ, KLESHNIN, FUNKE, WASSINCK et coll.), insistent tous sur ce point. Dans la réaction photopériodique, la feuille est plus sensible à certaines longueurs d'onde qu'à d'autres. Quelques expériences indiquent l'intervention de pigments qui seraient impliqués dans une réaction réversible —, la lumière rouge déclenchant une transformation que la lumière infrarouge effacerait (BORTHWICK, HENDRICKS, PARKER, TOOLE et TOOLE). Il est notamment possible qu'on se trouve en présence d'un système où seraient impliqués des pigments tétrapyrolliques voisins de la chlorophylle (PARKER, HENDRICKX, BORTHWICK et JENNER).

D'autres résultats, d'ailleurs, montrent que l'activité photosynthétique n'est pas sans rapport avec la réaction photopériodique. Ainsi, en enregistrant au cours du temps le changement de contenu en CO_2 de l'air mis en contact avec des *Kalanchoe*, GREGORY, SPEAR et THIMANN ont trouvé des courbes dont la forme dépend de la durée du jour et qui sont liées aux effets de la photopériode sur la floraison.

On sait d'autre part depuis un certain temps que les conditions du milieu affectent le contenu en pigments chlorophylliens et que ce contenu se modifie au cours du développement (voir, par exemple, ZELLER, ZACCHAROVA). Des observations de MURNEECK, BODE, TARANEZ, et d'autres encore, ont montré que les pigments s'accumulent plus ou moins selon la durée de la photopériode.

Reprenant cette question sur le Fraisier des quatre-saisons, nous sommes arrivé à une conclusion du même genre (SIRONVAL, mé-

moire à paraître). Le contenu en chlorophylle totale est, chez cette plante, plus élevé en jours longs qu'en jours courts, dans le limbe adulte. En jours courts, le contenu en chlorophylle a dépasse le contenu en chlorophylle b de plus de 3,40 fois (le rapport $\frac{\text{quantité a}}{\text{quantité b}} > 3{,}40$), tandis qu'en jours longs, il y a relativement moins de chlorophylle a, bien que la quantité totale de pigments soit plus élevée (rapport $\frac{\text{quantité a}}{\text{quantité b}} < 3{,}40$).

En jours courts, les mêmes caractères du contenu chlorophyllien (teneur basse ; rapport $\frac{a}{b} > 3{,}40$) se retrouvent dans toutes les feuilles successives de la plante qui pousse ; en même temps, la plante ne fleurit pas.

De même, en gros, les caractères du contenu de la feuille en jours longs sont valables pour toutes les feuilles successives, aussi longtemps que la plante reste en jours longs.

Cependant, au moment où le Fraisier prépare sa floraison en jours longs, on observe des modifications de contenu qui portent sur le rythme de l'accumulation, ainsi que sur la valeur du rapport $\frac{a}{b}$. Le rythme de l'accumulation (par ailleurs toujours considérable) tend à se ralentir quelque peu dans la jeunesse des feuilles, pendant que le rapport $\frac{a}{b}$ s'abaisse surtout dans les vieilles feuilles (jusqu'à 2,70 à 2,50).

Dès qu'on transfère un Fraisier de jours longs en jours courts, on voit changer le contenu : la teneur totale en pigment diminue et le rapport $\frac{a}{b}$ s'élève, pendant que la floraison s'atténue ou devient impossible. Au contraire, dès qu'on retourne de jours courts en jours longs, la teneur en pigment s'élève (parfois anormalement !) et le rapport $\frac{a}{b}$ s'abaisse, pendant que le développement reprend et que la floraison redevient normale.

Tout un ensemble de mesures et d'expériences sur le Fraisier ont permis de retrouver régulièrement ces quelques phénomènes principaux.

Reprenant avec VERLINDEN, dans des essais récents encore inédits, les mesures préliminaires de BODE sur le contenu pigmentaire des *Kalanchoe*, nous avons été conduit à retrouver puis à étendre notablement les résultats de cet auteur. Nous constatons que *Kalanchoe* se comporte en 8 heures de jour (où il fleurit) à peu près comme le *Fraisier des quatre-saisons* en 16 heures (où il fleurit

également) ; et inversement, que *Kalanchoe* se comporte en 16 heures (où il reste végétatif) à peu près comme le Fraisier végétatif en 8 heures.

D'autres résultats sur *Cannabis sativa* obtenus dans le Phytotron de Liège par CHEUVART, ainsi que des données actuellement récoltées sur *Sinapis*, *Perilla* et *Hyoscyamus* sont en assez bonne concordance avec les faits décrits sur le Fraisier.

* * *

On doit donc admettre que — tout au moins chez les plantes étudiées — la durée des jours agit sur le métabolisme des pigments. Dans les photopériodes favorables, on rencontre un certain métabolisme capable d'évoluer et de se transformer lors de la mise à fleurs ; tandis que dans les photopériodes défavorables, on trouve un autre métabolisme incapable de se modifier.

Il est difficile de se rendre compte du rôle que peut jouer le métabolisme pigmentaire. On a cependant des indications selon lesquelles la teneur en chlorophylle des feuilles est en rapport avec le contenu en certaines enzymes comme la catalase ou la cytochrome-oxydase (SISSAKIAN et PHILIPPOVITCH). Il y a peut-être là une voie d'accès par laquelle la durée des jours, qui détermine le contenu en chlorophylle, peut agir sur l'activité des systèmes enzymatiques essentiels.

Il est d'ailleurs possible qu'en agissant ainsi sur les enzymes, la photopériode crée du même coup les conditions propices à l'évolution du métabolisme au moment du déclenchement de la floraison. On peut avancer l'hypothèse qu'il y aurait, peu avant la floraison, sur la base d'une teneur élevée en chlorophylle, une augmentation relative de l'activité hydrolytique de la chlorophyllase. Cette hypothèse interprète assez bien l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$, ainsi que les modifications dans le rythme de l'accumulation des chlorophylles se produisant à ce moment. Elle cadre avec diverses mesures démontrant qu'il y a un accroissement de l'activité hydrolytique de diverses enzymes des feuilles lors de la mise à fleurs, notamment de l'invertase (SISSAKIAN). Elle permet d'expliquer le déclenchement de la floraison par l'afflux au méristème d'un supplément de vitamine E (et peut-être de vitamine K ?) brusquement synthétisée à partir des disponibilités accrues en phytol, ce qui correspond à quelques observations selon lesquelles ces vitamines excitent la floraison (SIRONVAL ; HERMBERG et LOWEN).

Il serait cependant présomptueux de croire trouver dans le système : photopériode — métabolisme pigmentaire — vitamines E et K, l'unique chaînon inclu dans le photopériodisme. Il s'agit là d'un des chaînons possibles. La tâche doit être de pénétrer plus

avant le chimisme, surtout le chimisme du chloroplaste, de suivre pas à pas l'évolution du contenu et des systèmes enzymatiques en multipliant les conditions expérimentales. A notre avis, les changements en pigments sont seulement le reflet le plus facilement visible d'une foule d'autres transformations.

Il convient aussi de prospecter quelques effets physiologiques du photopériodisme, moins spectaculaires que le contrôle de la mise à fleurs, mais qui n'en sont pas moins très importants.

Bonnier et Sironval ont signalé l'influence que la durée des jours exerce par exemple sur la formation des nodules des légumineuses, confirmant les observations antérieures de Cajlahjan. Ces derniers mois, nous avons mis en évidence l'action de la photopériode sur la formation des bourgeons adventifs chez les Crassulacées *(Bryophyllum)*. Qui ne connaît l'effet de l'alternance des jours et des nuits sur le mouvement des feuilles si patiemment étudié par Bünning et son école, sur la formation des bulbes, sur la croissance des stolons chez les Fraisiers, etc... ?

Déjà dans ses premières recherches, Tournois constatait que le sexe des Chanvres et des Houblons est modifié en jours courts. Diverses indications existent sur des modifications induites dans les propriétés de la descendance (Sironval, encore inédit).

L'expérimentateur se trouve en fait devant un vaste corps d'actions diverses qui montre à quel point une seule condition du milieu peut, chez les plantes supérieures, modeler les fonctionnements, modifier les contenus, décider de l'activité des systèmes en jeux. L'étude de ces actions réserve sans doute de nombreuses surprises et constitue l'un des chapitres les plus passionnants de la physiologie végétale.

Institut de Botanique-Université de Liège, Laboratoire de Physiologie Végétale et Centre de Recherches des Hormones Végétales I. R. S. I. A. — Liège.

BIBLIOGRAPHIE

Avakian, A. Agrobiologia, **1**, 1948.
Bode, O. Planta, **33**, 1942.
Bonnier, G. et Sironval, C. Nature, **177**, 1956.
Borthwick, H. , Hendricks, S., Parker, M., Toole, E. et Toole, V. Nat. Akad. Sc., **38**, 1952.

Bünning, E. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **54**, 1936.
Cajlahjan, M. Comptes Rendus Acad. Sc. URSS., **10**, 1936.
Cajlahjan, M. Hormonal theory of plant development, Moscou, 1937.
Cajlahjan, M. Comptes Rendus Acad. Sc. URSS., **67**, 1945.
Cheuvart, C. Bull. Acad. Roy. Belg. (Classe Sc.), **40**, 1954.
Claes, H. Dissertation ; cité par Bünning, E., Naturwiss., **33**, 1946.
Figdor, W. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien. (Math-Nat. Kl), **120**, 1911.
Garner, W. et Allard, H. Journ. Agr. Res., **18**, 1920.
Gravis, A. Suppl. Bull. Biol. de France et de Belgique, suppl. n° 14, Paris, 1932.
Gregory, F. dans : Growth in relation to differenciation and morphogenesis, Cambridge, 1948.
Gregory, F., Spear, I. et Thimann, K. Plant. Phys., **29**, 1954.
Hamner, K. et Bonner, D. Bot. Gaz., **100**, 1938.
Harder, R. dans : Growth in relation to differenciation and morphogenesis, Cambridge, 1948.
Harder, R. et Bode, O. Planta, **33**, 1943.
Hemberg, T. et Lowen, B. Svensk Farm. Tidskr., **58**, 1954.
Knott, J. Proc. Am. Soc. Hort. Sc., **31**, 1934.
Lang, A. et Melchers, J. Planta, **33**, 1943.
Lona, F. Rend. Istituto Lombardo di Sc. e Lett., **83**, 1950.
Lyssenko, T. dans « Agrobiologie », traduction française ; Éd. en langues étrangères, Moscou, 1953.
Moshkov, B. Bull. Appl. Bot., Gen. and Plant Breed., **17**, 1936.
Moshkov, B. Soviet. Bot., **4**, 1940.
Murneek, A. Missouri Agr. Exp. St., Res. Bull., **268**, 1937.
Parker, M., Hendricks, S., Borthwick, H. et Jenner, G. Nature, **169**, 1952.
Schmitz, J. Planta, **39**, 1951.
Sironval, C. Bull. Acad. Roy. Belg., **35**, 1949.
Sironval, C. Mém. Acad. Roy. Belg. (Classe Sc.), **26**, 1951.
Sironval, C. Mémoire en préparation, à paraître, 1956.
Sissakian, I. Biochimie du métabolisme, Moscou, 1954.
Sissakian, I. et Philippovitch, Biochimija, 1956.
Taranez, A. Ann. Sc. Nat. (Bot.), 11e série, **110**, 1950.
Tournois, J. Ann. Sc. Nat. (Bot.), 9e série, **19**, 1914.
Van de Sande-Bakhuyzen, H. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Amsterdam, **54**, 1951 et **56**, 1953.
Von Denffer, D. Naturwiss., **37**, 1950.
Wareing, P. et Carr, D. Proc. Linn. Soc. London, **164**, 1951.
Zacharowa, T. Planta, **8**, 1929.
Zeller, A. Beih. Bot. Zentralbl., **54**, 1935.
Zieracks, H. Biol. Zentralbl., **71**, 1952.

Action of Day-length on Nodule Formation and Chlorophyll Content in Soybean

By

C. Sironval, Ch. Bonnier, and J-P. Verlinden

Laboratoire de physiologie végétale et Centre des Hormones végétales (IRSIA), Université de Liège, Liège; Institut agronomique de l'Etat, Gembloux; Belgique

(Received February 4, 1957)

Introduction

It is well known in agricultural practice that the formation of root nodules by specific rhizobium strain has a great importance in regard to the production of leguminous plants.

In this respect, not only the suitable bacteria must be present, but nodule formation also requires adequate conditions of the environment. Different data prove for instance that, by some species, the nodules are made in great quantity only in a definite daylength (from Leonard, 1926, to Cajlahjan, 1945; see the discussion). Our own recent experiments gave the same result for soybean (Sironval and Bonnier, 1956): in long day, the nodules were heavy, numerous and red coloured, but in short day, they remained rare and very small, and their inside colour was pink only in the largest of them. This last character corresponds evidently in short day to the lack of leghaemoglobin, whose quantity is under the normal. It indicates that the daylength given to the plant controls, at least partially, the leghaemoglobin synthesis in the root nodules.

The interpretation of such a fact is difficult, but it seems interesting to consider in this purpose some recent experimental data showing that daylength affects profoundly the leaf metabolism. It is possible that there is an unknown relation between the functioning of the leaves submitted to precise

photoperiodic conditions and the capacity of producing effective root nodules containing leghaemoglobin.

In particular, several data one of us has been collecting during the last years (Sironval, 1954—1957) prove that chlorophyll metabolism — a substance in evident chemical connection with leghaemoglobin prosthetic group — is greatly dependent on daylength. Not only the total amount of chlorophyll varies in relation to the photoperiodic treatment, but the ratio between the two forms a and b is affected by photoperiodism. In different cases it is possible to promote in the leaves abnormal chlorophyll formation using photoperiodic conditions.

Therefore, it appears us entirely justified to investigate if chlorophyll metabolism in the leaf is related in some way to the daylength effect on the presence of red nodules on the roots.

The present paper exposes a preliminary essay to measure simultaneously, on one hand the action of photoperiod on the functional effectiveness and the number of the nodules, and on the other the correspondent chlorophyll content of the leaves.

Material and Methods

Soybean seeds are sown on a special soil mixture which is very poor in N (sterile loamy soil mixed with ordinary garden soil in proportion 3 : 1). The culture boxes are 60 cm. long, 22 cm. wide, and 24 cm. high. They have 45 plants each. They are placed in a Phytotron room, the temperature of which is maintained constant at 20°C during the whole culture, the air humidity being fixed at 80 per cent. The light is provided with special "Phytor" fluorescent lamps (intensity of approximatively 4,500 lux at the soil surface). In these conditions the plants grow perfectly.

In each experiment one part of the sowing is grown during long day (16 hours) and the other during short day (8 hours). As well in long as in short day two series are made: one is inoculated with a specific rhizobium strain S. 3012, the other not (control; in this case, the soybean roots do not have any nodules). Altogether, four series are formed:

1) plants in 16 hours, inoculated with rhizobium;
2) plants in 16 hours, not inoculated (control);
3) plants in 8 hours, inoculated with rhizobium;
4) plants in 8 hours, not inoculated (control).

The inoculation is performed as follows:

holes 2—3 cm. deep are made in the culture soil. Each of them receives one seed on which $^1/_2$ cm.^{3} of a rhizobium suspension is dropped. After that,

the seed is covered. The same process is employed for the control, only that the suspension drop consists of pure culture medium without rhizobium.

Two different soybean varieties are used, "Capitole" and "Illini", distinct by the type of growth and the photoperiodic reaction. Soybean "Capitole" is rapidly flowering in 16 hours; it does not grow very high; the fruits are normally produced in 16 hours only. On the contrary, soybean "Illini" is rapidly flowering in 8 hours; it grows higher than the "Capitole", and its fruits are found normal exclusively in 8 hours.

Results

I. *Effect of daylength on nodulation*

Our results are concerned with four successive experiments, the two first of which are restricted to "Capitole" variety. We expose them separately.

Experiment 1. The sowing of "Capitole" seeds took place the 28/4/1953. Four months later the plants were extracted carefully out of the soil, the roots were washed, and the nodules counted and examined.

The inoculated 16 hours' soybeans had 17—50 nodules, the average being approximately 30 per plant. The inoculated 8 hours' soybeans, 3—21, the average being 9. Table 1 presents the figures for three separate series of 10 plants, both in long and short day. The difference is great; the inoculated long day plants have three times more nodules than the short day ones. (In the same time, the not inoculated control had them in neither daylength).

The examination of the 16 hours' nodules showed that they were normally heavy (5 to 7 mm in diameter), wrinkled, and that their internal tissue was dark red; whereas the 8 hours nodules remained small, their inside tissue varying from yellow to pink, or, in one or two of them, to more near the red. None gave a green colour.

Experiment 2. The second experiment repeated essentially the first, but the nodules were counted separately on the secondary roots and on the

Table 1.

Series nr.	Number of nodules after 4 months culture																				
	in 16 hours day, plant nr.											in 8 hours day, plant nr.										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	M	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	M
1	40	25	50	26	30	25	49	25	35	45	35.0	7	19	21	4	13	6	16	13	13	5	10.7
2	25	19	24	50	31	21	26	23	27	35	28.1	3	7	6	8	8	8	15	13	12	9	8.9
3	25	33	25	31	30	17	23	34	25	18	26.1	11	9	7	12	7	5	2	9	7	9	7.8

Effect of daylength on nodulation of "Capitole" soybean; experiment 1; M=mean.

Table 2.

Series nr.		Number of nodules after 2 months culture																				
		in 16 hours day, plant nr.											in 8 hours day, plant nr.									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	M	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	M
1	on the crown	5	7	5	8	7	9	4	8	6	8	6.7	5	3	2	4	3	7	4	2	7	0	3.7
	on the roots	7	4	4	0	0	8	5	3	3	5	3.9	1	3	0	0	0	0	0	1	2	2	0.9
	total	12	11	9	8	7	17	9	11	9	13	10.6	6	6	2	4	3	7	4	3	9	2	4.6
2	on the crown	9	6	5	3	11	10	8	9	7	5	7.3	2	4	2	3	0	1	0	3	1	1	1.6
	on the roots	10	4	2	3	7	4	16	4	4	1	5.5	0	0	0	2	1	4	1	0	4	4	1.6
	total	19	10	7	6	18	14	24	13	11	6	12.8	2	4	2	5	1	5	1	3	5	5	3.2

Effect of daylength on nodulation of "Capitole" soybean; experiment 2; the figures are given separately for crown and lateral roots; M = mean.

crown of the soybeans, in the region of the connection primary root-stem (Table 2).

On the crown, the nodules were found bigger and a little more numerous than on the lateral roots. Nevertheless, in both cases, there were always significantly more nodules in long than in short day. Table 2 gives the results after 2 months' culture for two series of 10 plants in each day length. Naturally, the controls showed no nodules.

As in the first experiment, the 16 hours' nodules were heavy and their surface wrinkled; they had a beautiful red colour. On the contrary, the 8 hours' nodules were small and uncoloured.

Experiments 3 and 4. The third experiment was concerned with the two varieties "Capitole" and "Illini". The number of nodules was counted on the roots after 56 days.

At this moment, the inoculated "Capitole" plants had 1—8 nodules in long day (average 3.7 per plant), against none in short day (Table 3, part A).

The inoculated "Illini" plants showed a similar situation; they had 8—25 nodules — nearly all of them being perfectly red coloured — in long day (average 11.9; see Table 3, part A), against only 1—4 white nodules in short day (average 1.6 per plant). In no cases the control showed any nodules.

The fourth experiment, which covered 77 days of culture, confirmed entirely the preceeding result. Once more it was seen that, by the two experimented varieties, the nodules grow easier in 16 than in 8 hours day (Table 3, part B).

This shows that the studied phenomenon is distinct from the photoperiodical reaction concerning flowering. Photoperiodically, soybean "Capitole" reacts differently than "Illini": it flowers easier in long day, while "Illini"

Table 3.

A. *Experiment 3; figures after 56 days.*

Variety	Average number of nodules	
	in 16 hours day	in 8 hours day
"Capitole"	3.7 (1— 8)	0 (0)
"Illini"	11.9 (8—25)	1.6 (1—4)

B. *Experiment 4; figures after 77 days.*

Variety	Average number of nodules	
	in 16 hours day	in 8 hours day
"Capitole"	13.6 (9—15)	3.9 (2—8)
"Illini"	23.0 (10—35)	6.1 (4—9)

Effect of daylength on nodulation of the two varieties "Capitole" and "Illini"; experiments 3 and 4; in parenthesis, the extreme numbers found in a series of 50 plants.

in short day. Nevertheless, they both behave exactly in the same way in regard to the effect of daylength upon nodule formation by the specific rhizobium strain.

It is noteworthy that this identical behaviour answers to a similar growth response to daylength. Table 4 gives the average height of the plants in the

Table 4.

A. *Experiment 3; figures after 56 days.*

Variety	Average height of the plants (cm)			
	inoculated series		not inoculated series (control)	
	in 16 hours day	in 8 hours day	in 16 hours day	in 8 hours day
"Capitole"	33.1 (28—40)	22.7 (21—25)	31.0 (28—37)	23.0 (19—28)
"Illini"	65.2 (50—88)	37.9 (29—52)	78.0 (55—100)	33.0 (13—62)

B. *Experiment 4; figures after 77 days.*

Variety	Average height of the plants (cm)			
	inoculated series		not inoculated series (control)	
	in 16 hours day	in 8 hours day	in 16 hours day	in 8 hours day
"Capitole"	33.4 (29—41)	24.2 (22—27)	31.2 (28—37)	22.5 (20—26)
"Illini"	74.8 (55—100)	39.2 (28—55)	86.5 (60—110)	35.3 (28—39)

Effect of daylength on growth of the two soybean varieties "Capitole" and "Illini"; experiments 3 and 4; in parenthesis, the extreme numbers found in a series of 50 plants.

experiments 3 and 4. It appears that, in these experiments, "Capitole" and "Illini" were both regularly bigger in long day. This is true as well in the presence (inoculated series) as in the absence of nodules (not inoculated series, control).

This feature supports the conclusion that *normal nodulation occurs only in the daylength permitting a certain sufficient rate of growth.* In other words, it seems that the formation of effective red nodules not only acts — as it is well known — upon plant vigour, *but also depends on it in some degree.*

II. *The chlorophyll content of the leaves*

The chlorophyll content has been measured as follows:

samples 0.25 cm.^{2} were taken of 10 homologous leaves, each of them being chosen on a different plant; they were extracted together with aqueous acetone in a small mortar. After suitable preparation and dissolution in ether the extract was examined in a Beckman DU spectrophotometer and the chlorophyll quantities calculated by *Comar*'s method (1942).

1. *Chlorophyll content of soybean "Illini".* We have measured the chlorophyll content in the first leaves of the 8 and 16 hours' soybeans, 25, 35, and 45 days after germination.

In general, in short as in long day, the chlorophyll level of the control plants, relatively low in the young leaf, increased with the blade size (for instance, it went from near 1.5 mg./100 cm.^{2} till 4.0 mg./100 cm.^{2}).

Table 5.

Date of the dosage	25th day			35th day			45th day		
Length of the day	S.D.	L.D.	Diff.	S.D.	L.D.	Diff.	S.D.	L.D.	Diff.
Order of the leaves:									
1st leaf	2.46	3.24	+0.78	3.31	3.53	+0.22	—	—	—
2nd leaf	1.56	2.94	+1.38	2.93	3.92	+0.99	**4.14**	*2.73*	−1.41
3rd leaf	—	—	—	3.30	3.46	+0.16	**4.44**	*3.52*	−0.92
4th leaf	—	—	—	—	—	—	**3.44**	*3.39*	−0.05

Effect of daylength upon chlorophyll content of the control "Illini" soybean (cultivated without rhizobium); S.D.=short day; L.D.=long day; chlorophyll in mg/100cm.^{2}; Diff.= difference: (L.D.)-(S.D.).

However, the pigment formation was not exactly the same in both daylengths. In the beginning, the 25th day, the chlorophyll quantity was lower in short day. But, after 10 days, the difference had diminished and it was completely reversed at the 45th day dosage (Table 5). At this moment, the long day leaves were no more accumulating chlorophyll, while the short day ones continued to augment their pigment content. This reflects a differentiation

Table 6.

Daylength	Measures	Young leaves			Adult leaves			Old leaves		
		+Rh	−Rh	Diff.	+Rh	−Rh	Diff.	+Rh	−Rh	Diff.
8 hours day	1	2.52	2.46	+0.06	2.97	2.93	+0.04	3.28	3.31	−0.03
	2	1.65	1.56	+0.09	2.90	2.57	+0.33	4.28	4.14	+0.14
	3	—	—	—	3.06	3.30	−0.24	4.27	4.44	−0.17
	4	—	—	—	3.70	3 44	+0.26	—	—	—
16 hours day	1	3.08	3.24	−0.16	4.31	3.92	*+0.39*	3.10	3.53	0.43
	2	3.04	2.94	+0.10	4.12	3.92	+0.20	3.16	3.52	−0.36
	3	2.28	2.25	+0.03	3.64	3.46	+0.18	—	—	—
	4	3.16	2.66	*+0.50*	3.97	3.39	*+0.58*	—	—	—

Effect of the inoculation by rhizobium (+Rh) on the chlorophyll content of the leaves of "Illini" soybean in short and long day; not inoculated control=(−Rh); Diff.=difference (+Rh)-(−Rh); chlorophyll in mg/100 cm.².

in the properties of the leaves ageing in long and in short day (see Table 5, underlined figures).

As a rule, the type of pigment formation did not essentially change when the soybeans were inoculated with rhizobium, but the absolute pigment quantities were a little modified.

Table 6 compares some measures we have made in young, adult and old leaves, in short and long day, on one hand in presence of rhizobium (+Rh), and on the other in its absence (control; −Rh).

It is easily seen that, by young and adult leaves (14 measures), the chlorophyll content was generally a little higher in the inoculated soybeans. Only two cases on 14 showed more chlorophyll in the control.

The augmentation induced by inoculation has been found in short as well as in long day. However, it must be emphasised that, in several cases, it was more marked in long day (underlined figures in Table 6); such increases were not recorded in short day. It is possible that these particular data are in relation with the previously demonstrated fact that the nodules are more numerous and effective in a 16 hours day.

A very curious thing is that the major chlorophyll content of the inoculated plants has been observed only in the young and adult leaves, but not in the old ones. Here, the inoculation induced generally a lower pigment level. The fact was noted in many measurements outside the figures of Table 6, so that it is not a hazard (see also Table 8 on "Capitole" variety). Still more, as seen in Table 6, the decrease of the pigment content in the old leaves seems to be more evident in long day, in the presence of numerous rhizobium efficient nodules.

2. *Chlorophyll content of soybean "Capitole".* Considering first the control plants, "Capitole" accumulated more than "Illini", specially in the old

Table 7.

Date of the dosage	25th day			35th day			45th day		
Length of the day	S.D.	L.D.	Diff.	S.D.	L.D.	Diff.	S.D.	L.D.	Diff.
Order of the leaves:									
1st leaf	2.46	3.26	+0.80	3.58	4.01	+0.43	5.30	4.58	−0.72
2nd leaf	1.71	2.99	+1.28	3.22	3.96	+0.74	5.84	6.25	+0.41
3rd leaf	—	—	—	2.19	4.21	+2.02	5.82	7.51	+1.69

Effect of daylength upon chlorophyll content of the control "Capitole" soybean (cultivated without rhizobium); S.D.=short day; L.D.=long day; chlorophyll in mg/100 cm.²; Diff.=difference: (L.D.)-(S.D.).

leaves. The comparison of Table 7 with Table 5 indicates, for instance, that the third old leaf in long day contained two times more chlorophyll in "Capitole" than in "Illini".

Besides this, "Capitole" control plants differed from "Illini" ones in two other respects (Table 7):

1) Chlorophyll accumulation in "Capitole" leaves appeared regularly as a long persisting process. Even in the old leaf, we never found a decrease of the content. On the contrary, very much pigment continued to accumulate in long as well as in short day.

2) In "Capitole", the 16 hours figures remained continuously higher than the 8 hours ones (only one exception for the first leaf).

As indicated by other facts (Sironval, 1957), the recorded differences are probably in relation to the distinct photoperiodic behaviour of the experimented varieties.

In spite of this, the effect of inoculation by specific rhizobium was approximatively the same for "Capitole" as for "Illini".

Table 8.

Daylength	Measures	Young leaves			Adult leaves			Old leaves		
		+Rh	−Rh	Diff.	+Rh	−Rh	Diff.	+Rh	−Rh	Diff.
8 hours day	1	2.48	2.46	+0.02	3.69	3.58	+0.11	5.11	5.30	−0.19
	2	1.85	1.71	+0.14	3.26	3.22	+0.04	5.61	5.84	−0.23
	3	2.29	2.19	+0.10	—	—	—	6.30	5.82	+0.48
16 hours day	1	3.47	3.26	+0.21	3.91	4.01	−0.10	4.08	4.58	−0.50
	2	3.37	2.99	+0.38	4.47	3.96	+0.51	6.01	6.25	−0.24
	3	2.72	2.45	+0.27	3.81	4.21	−0.40	7.32	7.51	−0.19

Effect of the inoculation by rhizobium (+Rh) on the chlorophyll content of the leaves of "Capitole" soybean in short and long day; not inoculated control=(−Rh); Diff.= difference (+Rh)-(−Rh); chlorophyll in mg/100 cm.².

Table 8 shows that the young "Capitole" leaves had regularly a little more pigment in the presence of nodules than in their absence. But, in the adult leaves, the picture changed: in several cases, there was more pigment in the control plants without rhizobium. Finally, as the leaves became older, a lower chlorophyll level in the inoculated soybeans was found as a rule. This evolution was particularly clear in long day, when the nodules are just functioning effectively.

Also, the facts concerning "Capitole" soybean correspond exactly to those presented as regard to the "Illini" variety. In both cases, *the presence of effective nodules, especially in long day, acts on chlorophyll accumulation, tending to increase its level in the young leaves and to decrease it in the old ones.* Although existing, the effect does not seem so marked in short day, when the inoculation does not induce the formation of numerous effective red nodules.

Discussion

The idea that nodule formation in Leguminosae could be affected by daylength arose from observations upon relations existing between carbohydrate synthesis and nitrogen fixation. It was supposed that, in diminishing carbohydrate synthesis in the leaves, short day treatment or exposure to low light intensity could act against nodulation. (Leonard, 1926; Rosenfels, 1927; Orcutt and Fred, 1935). However, 1) in some cases, the expected positive correlation between carbohydrate level and nodulation has been found completely reversed (see Orcutt and Fred, 1935), and 2) the results varied greatly from one experimenter to another. Also, Rosenfels found in soybean a better nodulation in short day, while Eaton in long day.

Starting from another point of view, Cajlahjan and Megrabjan (1945) performed more recently extensive experiments concerning different species. They regularly found — in opposition to other data of Moshkov (1939) — a better nodulation in long day. The described effect is entirely distinct from photoperiodic reaction, since long and short day plants react in the same manner, but it is related to growth rate. The authors think that it can be partially due to the higher content of growth hormones in the root parenchyme in long day. This opinion is near to a previous suggestion of Thimann (1936) that nodule formation is incited by the indoleacetic acid liberated by the rhizobium.

Our own results, — obtained in many repetitions and in strictly controlled environmental conditions —, prove that, according to Eaton and to Cajlahjan and Megrabjan daylength affects nodulation in soybean in such a way that the number and effectivity of the nodules decreases strongly in short day.

We observe — as Cajlahjan and Megrabjan do — that on one hand, the photoperiodic reaction and on the other, the action of daylength on nodulation are distinct phenomenons. "Capitole" and "Illini" soybeans are photoperiodically different, but they behave in the same way for nodulation.

We find also that nodulation is related to growth rate. Daylength regulates soybean growth and at the same time the ability of the rhizobium to produce numerous nodules containing leghaemoglobin.

However, the formation and the functioning of the nodules appears us as probably related, not only to the growth rate, but also to the properties of the leaves affected by daylength, in particular to their chlorophyll metabolism. We demonstrate, for instance, that specially in long day, the effectivity of the nodules tends to modify the chlorophyll content of the leaf blade, increasing it in the young leaves and decreasing it in the old ones. The fact cannot be explained simply. Naturally, one can propose that a greater nitrogen fixation by red nodules favours chlorophyll synthesis in the young leaves. But, how explain the decrease observed in the old ones?

Probably, very complex interactions, involving many metabolic processes are here concerned with. In particular, from our data, one cannot exclude the possibility of some unknown physiological connection between leghaemoglobin and chlorophyll metabolisms.

Summary

The authors study the effect of daylength upon nodulation and chlorophyll content in soybean. Nodules are found heavier, more numerous and more effective in long day than in short day. The effect is distinct from the photoperiodic reaction; it is related to the control of growth rate by daylength. The chlorophyll content of the leaves is affected simultaneously by the photoperiodic treatment and by the presence of effective red nodules, following certain rules which are described.

The authors wish to thank Mrs. El Tannir-Lomba for technical assistance.

References

1. Bonnier, C. & Sironval, C.: Influence of day-length on nodule formation in Soja Hispida by a specific Rhizobium strain. — Nature. 177: 93. 1956.
2. Cajlahjan, M. C. & Megrabjan, A. A.: Effect of daylength upon the formation of root nodules on the roots of leguminous plants. — Comptes Rendus (Doklady) Acad. Sc. URSS. 67: 439. 1945.
3. Eaton, S. V.: Effects of variation in day-length and clipping of plants on nodule development and growth of soybean. — Bot. Gaz. 91: 113. 1931.

4. Leonard, L. T.: A preliminary note on the relation of photosynthetic carbohydrate to nodule formation in soybeans. — Journ. Amer. Soc. Agron. 18: 1012. 1926.
5. Moshkov, B. S.: Symbiosis of leguminous plants with assimilating bacteria as determined by photoperiodism. — Comptes Rendus (Doklady) Akad. Sc. URSS. 17: 187. 1939.
6. Orcutt, E. S. & Fred, E. B.: Light intensity as an inhibiting factor in the fixation of atmospheric nitrogen by Manchu soybean. — Journ. Amer. Soc. Agron. 27: 550. 1935.
7. Rosenfels, R.: The relation of length of day to growth expression and chemical constitution in the soybean. — Univ. Wis. Bachelor's thesis, 1927. cited by Eaton, S. V.: unpublished.
8. Sironval, C.: A propos du métabolisme de la chlorophylle dans le feuille. — Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 85: 285. 1953.
9. — La photopériode et la sexualisation du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges (métabolisme chlorophyllien et hormone florigène). — Comptes Rendus de Recherche IRSIA, Bruxelles. 18: 1. 1957.
10. Thimann, K. V.: On the physiology of the formation of nodules in legume roots. — Proc. Natl. Acad. Sc. US. 22: 511. 1936.

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, nº 4, 1957, pp. 226-233

L'ACTION DE LA STREPTOMYCINE SUR LA FORMATION DE LA CHLOROPHYLLE ET DE LA PROTOCHLOROPHYLLE

par Mady LEDOYEN (*)

Résumé

La streptomycine agit profondément sur le chloroplaste puisqu'elle ne permet la formation ni de la chlorophylle à la lumière ni de la protochlorophylle à l'obscurité et qu'elle ralentit la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle *a*.

En 1948, von Euler découvre que la streptomycine empêche la formation de la chlorophylle. Cette propriété antichlorophyllogène de la streptomycine a été vérifiée et étudiée sur de nombreuses espèces de plantes supérieures et inférieures par von Euler, Bracco, Heller (1948) — Provasoli, Hutner et Schatz (1948) — Bogorod (1950) — Provasoli, Hutner et Pintner (1951), Signol (1954) — De Deken (1955).

En vue d'étudier le problème de la synthèse de la chlorophylle, nous avons utilisé la streptomycine comme moyen de bloquer cette synthèse à l'un ou l'autre des derniers stades de son élaboration, espérant observer l'accumulation à la place de la chlorophylle de quelque produit précurseur.

Nous avons choisi comme matériel végétal *Hordeum vulgare*. Le prélèvement du matériel foliaire à la lumière se réalise suivant la technique décrite par Sironval (1953). A l'obscurité, nous effectuons des découpages de zones comprenant toute la largeur de la feuille sur une longueur déterminée et nous rapportons la quantité de pigments au poids frais. L'extraction des pigments se fait par l'acétone à 80 %, et leur séparation est effectuée par la méthode de la chromatographie sur papier (Sironval, 1953). L'identification et la mesure quantitative des pigments sont réalisées par spectrophotométrie (spectrophotomètre de Beckman D. U.). Pour calculer les concentrations de chlorophylle, nous nous servons des

(*) Présenté par M. Bouillenne-Walrand

formules de Comar (1942) et pour la protochlorophylle, nous mesurons l'absorption à 625 mμ de l'extrait acétonique total puisqu'aucun autre pigment n'interfère dans cette zone (Smith et Benitez 1954).

Nous avons tout d'abord établi les meilleures conditions d'action de l'antibiotique. Nous avons fixé les concentrations de streptomycine les plus efficaces (conc. les plus élevées) et défini les moments d'application les plus adéquats (moment où la plante est physiologiquement la plus jeune).

En jouant ainsi sur la concentration de l'antibiotique et l'âge physiologique des plantules au moment où on les traite, nous avons pu obtenir toute une gamme de plantules progressivement blanchies.

Les expériences ont été conduites dans un milieu strictement conditionné (Phytotron de Liège : Temp. 20° C; éclairage d'appoint par Tubes Phytor C. R. H. Lg., 6500 Lux pendant 16 heures par jour).

Résultats

I — Dans l'extrait des feuilles totalement blanchies, nous n'avons retrouvé que des traces de 2 des 5 pigments présents dans la feuille normale verte : la lutéine et la phéophytine (fig. 1),, tandis que la chlorophylle *a*, la chlorophylle *b* et le carotène ont complètement disparu sans que s'accumulent à leur place d'autres pigments nouveaux.

II — Dans le cas où un blanchissement partiel a été réalisé nous observons que les teneurs en pigment des feuilles sont considérablement diminuées par la streptomycine et qu'elles le sont toutes à peu près suivant le même mode et la même intensité (diagramme 1).

Toutefois il existe une différence entre le comportement de la chlorophylle *a* et celui de la chlorophylle *b* : les processus conduisant à l'accumulation de la chlorophylle *a* sont fortement touchés tandis que le passage de la chlorophylle *a* en chlorophylle *b* subit une altération moindre, ce qui se traduit par une diminution du rapport $\frac{\text{chlorophylle } a}{\text{chlorophylle } b}$ (tableau 1) quelle que soit la concentration de streptomycine utilisée.

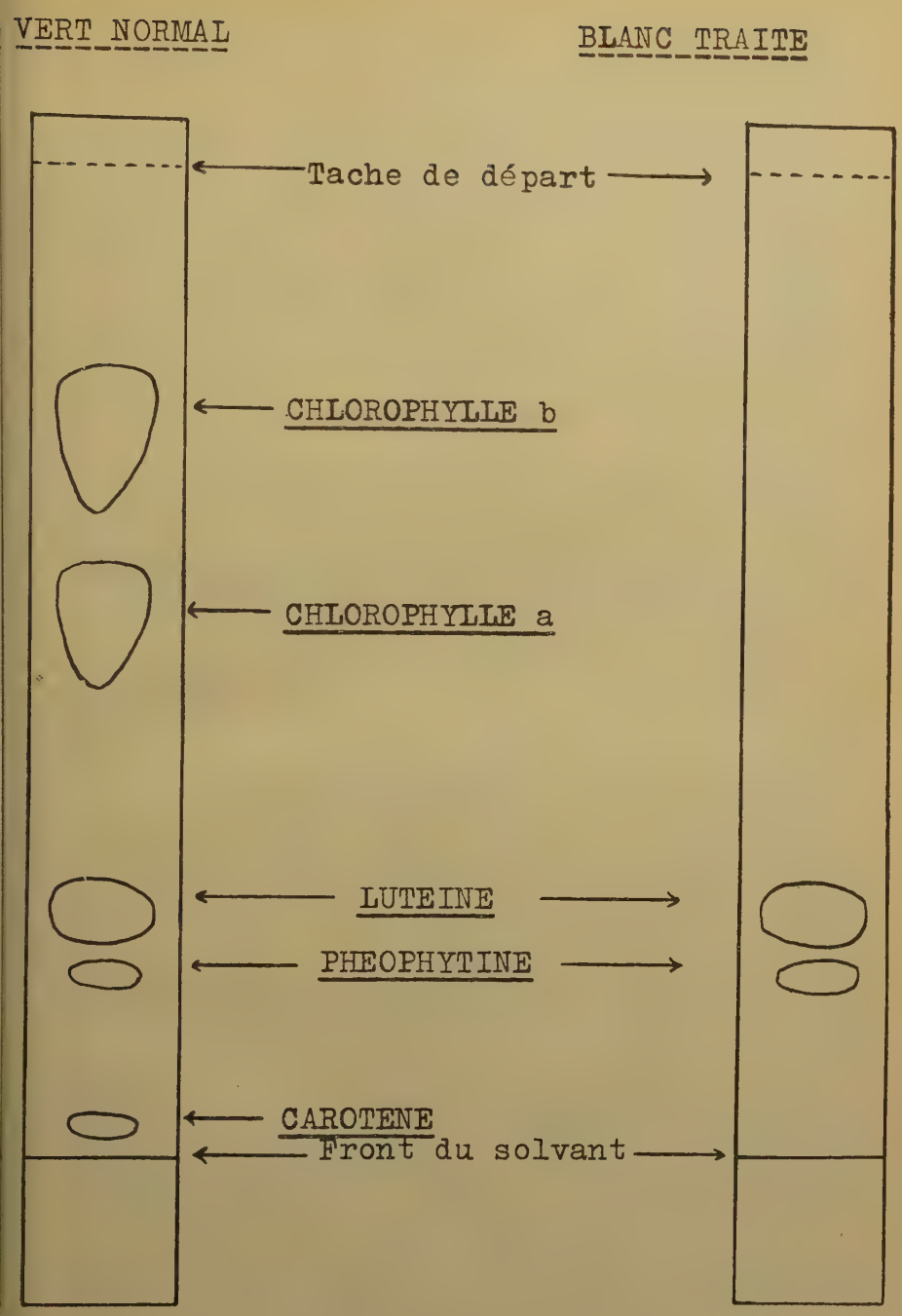
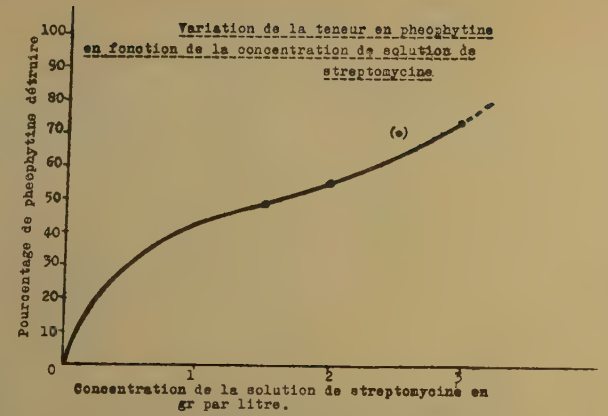
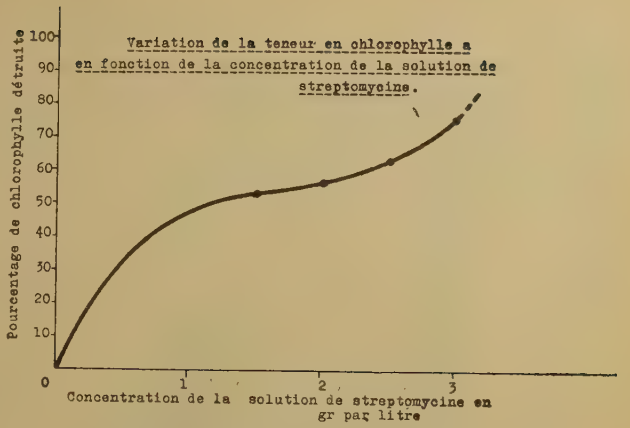
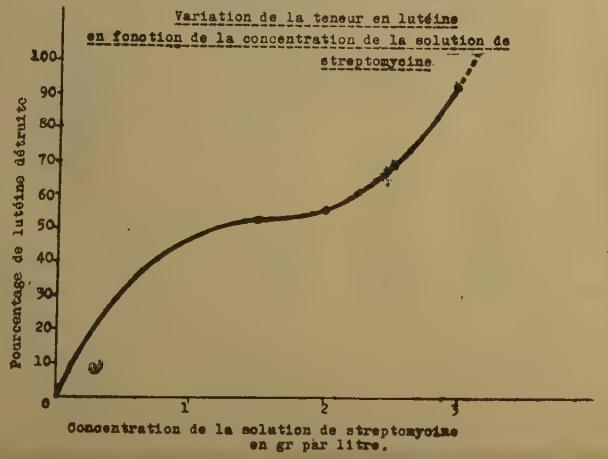


Fig. 1 — Chromatogramme de l'extrait acétonique.

Diagramme I


Variation de la teneur en pheophytine
en fonction de la concentration de solution de
streptomycine
Pourcentage de pheophytine détruite
Concentration de la solution de streptomycine en
gr par litre.


Variation de la teneur en chlorophylle a
en fonction de la concentration de la solution de
streptomycine.
Pourcentage de chlorophylle détruite
Concentration de la solution de streptomycine en
gr par litre


Variation de la teneur en lutéine
en fonction de la concentration de la solution de
streptomycine
Pourcentage de lutéine détruite
Concentration de la solution de streptomycine
en gr par litre.

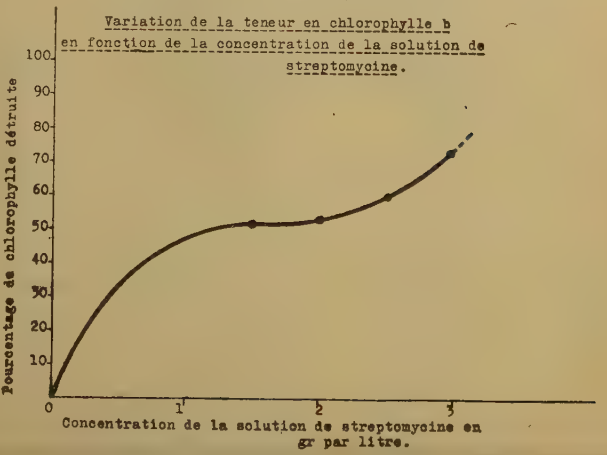

Variation de la teneur en chlorophylle b
en fonction de la concentration de la solution de
streptomycine.
Pourcentage de chlorophylle détruite
Concentration de la solution de streptomycine en
gr par litre.

TABLEAU I

Valeurs du rapport a/b

Concentration de la solution de streptomycine	Age physiologique de la plantule au moment où on la traîte par la streptomycine de 1 à 6, plantules de plus en plus âgées (*)					
	1	2	3	4	5	6
0 gr/litre	3,29	3,21	3,27	3,49	3,20	3,09
1,5 gr/litre	2,62	2,70	2,22	2,14	2,11	2,11
2 gr/litre	2,37	2,13	2.40	2,38	2.55	2,90
3 gr/litre	(3,11)	2,52	2,26	2,44	2,40	2,87

(*) (1 = sortie de la racine, 6 = feuille de 3 cm.)

III — Les plantes cultivées à l'obscurité synthétisent à la place de la chlorophylle, un autre pigment, la protochlorophylle qui sous l'action de la lumière se transforme en chlorophylle *a*. Certains auteurs pensent que la protochlorophylle est le précurseur normal de la chlorophylle et c'est pour cette raison que nous avons étudié l'action de la streptomycine sur la formation de ce pigment. La streptomycine empêche la formation de la protochlorophylle : en effet, si l'on transfère de l'obscurité à la lumière des plantules étiolées qui ont été traitées par la streptomycine dès les premiers stades de leur germination, ces plantules restent blanches et ne reverdissent pas à la lumière. Toutefois, cette action de l'antibiotique ne se manifeste que si l'on fournit la streptomycine à la plantule lorsque celle-ci est suffisamment jeune c'est-à-dire lorsque ses plastes ne sont pas encore différenciés. Si au contraire, on donne la streptomycine à la plantule étiolée lorsque ses plastes sont déjà différenciés, la protochlorophylle subsiste et se transforme normalement en chlorophylle *a* sous l'action de la lumière. Une telle expérience réalisée par De Deken (1955) a amené l'auteur à conclure que la streptomycine n'avait aucune action sur la protochlorophylle. Ceci correspond parfaitement à ce qui a été vérifié sur l'action de la streptomycine à la lumière : l'antibiotique ne détruit pas la chlorophylle existante, elle empêche sa formation.

Nous constatons aussi qu'à concentration égale, la streptomycine entrave la formation de la protochlorophylle mais moins facilement qu'elle n'empêche l'accumulation de la chlorophylle (tableau II).

TABLEAU II

Comparaison entre l'activité de la streptomycine sur la protochlorophylle à l'obscurité et sur la chlorophylle à la lumière

	Pourcentage par rapport au témoin de l'absorption à 625 mμ de la première feuille traitée par la streptomycine à 3 gr par litre	Pourcentage par rapport au témoin de la concentration en chlorophylle totale ($a + b$) de la première feuille traitée par la streptomycine à 3 gr/litre
Zone supérieure de la feuille		
Expérience 1	45 %	34 %
2	28 %	30 %
Zone inférieure de la feuille		
Expérience 1	25 %	3,4 %
2	11 %	4,8 %

IV — Le dernier résultat concerne l'action de la streptomycine sur la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle *a* sous l'action de la lumière. Dans la normale, cette conversion est

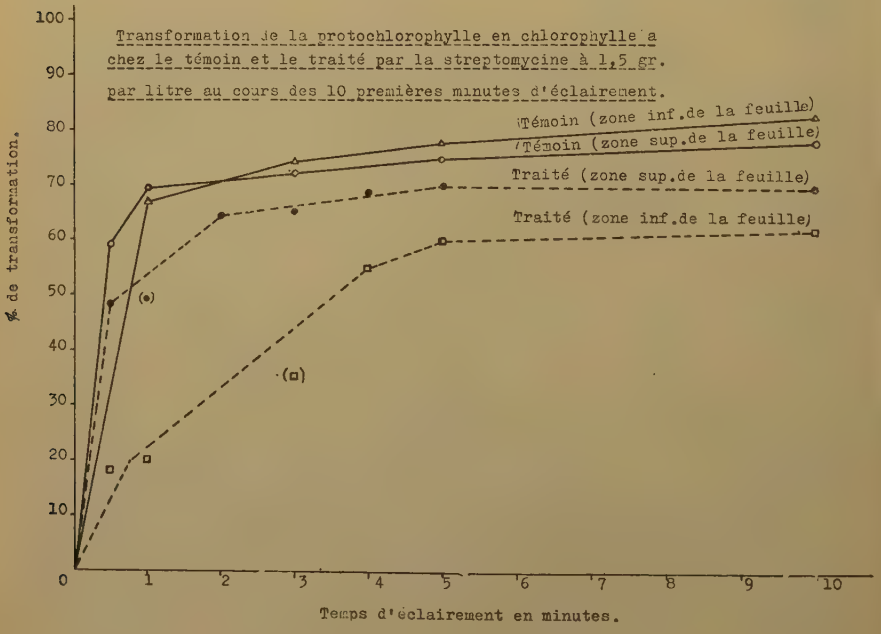


Diagramme II

rapide. Si on suit la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle *a* chez une plantule qui a été traitée par la streptomycine, on constate que le processus de la transformation est ralenti, spécialement lors des premières minutes d'éclairement et pour les zones inférieures de la feuille. (Chaque point correspond à une moyenne sur 5 mesures.) (diagramme II)

Discussion

Nos résultats concourent à démontrer que la streptomycine agit sur tout un ensemble de processus qui se réalisent à l'intérieur du chloroplaste.

1. — *Ainsi, la streptomycine agit profondément sur le fonctionnement du chloroplaste*, puisque ce n'est pas seulement les chlorophylles *a* et *b* qu'elle entrave mais tous les pigments de la feuille verte de même que les pigments synthétisés par le chloroplaste à l'obscurité. Cette altération est probablement très profonde puisqu'elle ne permet l'accumulation d'aucune molécule chimique qui s'apparenterait aux pigments normaux.

2. — *La streptomycine influencerait aussi l'organisation du chloroplaste*. En effet, la streptomycine s'est révélée inhibitrice dans la réaction de transformation de la protochlorophylle en chlorophylle *a* sans l'action de la lumière. Ce fait ne peut s'expliquer qu'en admettant que cette réaction n'est pas uniquement photochimique. La streptomycine agirait sur la vitesse de la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle *a*, en modifiant dans le chloroplaste des structures permettant l'hydrogénation de la protochlorophylle. Et nous retrouvons ainsi par une toute autre voie, la conclusion de Smith et Benitez d'après laquelle l'hydrogénation de la protochlorophylle ne dépendrait pas uniquement de l'excitation photochimique des molécules mais aussi de l'agitation et de la disposition moléculaire.

3. — Il est généralement admis que la chlorophylle *a* se transforme en chlorophylle *b* suivant la réaction réversible chlorophylle *a* $\rightleftarrows$ chlorophylle *b*.

L'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ par le traitement à l'antibiotique

ne peut guère s'expliquer qu'en admettant que la streptomycine ne touche pas de la même manière, les processus conduisant à l'accumulation de la chlorophylle *a* et ceux conduisant à l'accumulation de la chlorophylle *b*.

4. — Enfin, puisque la streptomycine empêche plus facilement l'accumulation de la chlorophylle qu'elle n'entrave la formation de la protochlorophylle, nous sommes amenés à penser qu'il y aurait pour la synthèse de la protochlorophylle et de la chlorophylle, deux chaînes de réactions distinctes, l'une fonctionnant à la lumière, l'autre à l'obscurité.

LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE
VÉGÉTALE
Institut de Botanique de l'Université de Liège
et Centre de Recherches des Hormones végétales (*I.R.S.I.A.*)

BIBLIOGRAPHIE

(1) BOGOROD, L. : Effects of Streptomycin on Chlorophyll formation in Dark - grown Seedlings - *Amer. J. Bot.*, **37**, 676, 1950.
(2) COMAR, C. L. : Analysis of plants extracts for chlorophyll *a* and *b*, using a commercial spectrophotometer. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.*, **14**, 877, 1942.
(3) DE DEKEN-GRENSON, M. : Action de la streptomycine sur la formation des chloroplastes. *Biochimica et Biophysica Acta*, **17**, 35-47, 1955.
(4) PROVASOLI, L., HUTNER S. H., et PINTNER, I. J. — Destruction of chloroplasts by streptomycin. Cold. Spring Harbor symposia on quantitative Biology, Vol. XVI, 1951.
(5) PROVASOLI, L., HUTNER, S. H., and SCHATZ, A. : Streptomycin induced chlorophyll - Less races of Euglena, *Proc. Soc. exp. Biol.*, **69**, 279-282, 1948.
(6) SIGNOL, M. : *C. R. Soc. Biol.*, 1954, **148**, 263.
(7) SIRONVAL, C. : A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles. *Arch. Inter. Phys.*, **41**, 563, 1953.
(8) SIRONVAL, C. : A propos du métabolisme de la chlorophylle dans les feuilles (ses rapports avec la floraison). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **85**, 285, 1953.
(9) SMITH James H. C. and BENITEZ Allen : Effect of temperature on the conversion of Protochlorophyll to Chlorophyll *a* in etioled Babley Leaves. *Plant Physiology*, **29**, mars 1954.
(10) von EULER, H., BRACCO, M. et HELLER, L. : Les actions de la streptomycine sur les graines en germination des plantes vertes et sur les nucléotides. *C. R. séances de l'Acad. Sc.*, **227**, p. 16-18, 1948.

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, nº 4, 1957, pp. 216-225

RECHERCHES SUR LE DOSAGE DES AUXINES

— I *Extraction, Purification et Dosage de l'Acide 3-indolacétique*

par Raymond BRONCHART (*)

Résumé

Les techniques d'extraction et de purification des extraits auxiniques végétaux mises au point par nous, permettent de doser biologiquement 0,01 γ d'acide 3-indolacétique par cc.

Depuis la découverte des auxines *a*, *b* et de l'hétéroauxine par Kögl, Haagen-Smit et Erxleben (1930-1934), de très nombreux travaux concernant les hormones de croissance ont été publiés.

Les méthodes concernant l'extraction et le dosage biologique des hormones de croissance sont nombreuses. (Avery, 1939; Avery, Berger et Shalucha, 1941-1942; du Buy, 1938; Gustafson, 1941; Haagen-Smit, Leech, Bergren, 1942; Linser, 1939; Van Overbeek, 1938; Thimann, 1934; Thimann et Skoog, 1940; Thimann, Skoog et Byer, 1946; Terpstra, 1953; Vlitos et Meudt, 1954, ...).

Mais les méthodes permettant la purification et l'identification des hormones extraites sont tout-à-fait exceptionnelles. La plupart des auteurs, en effet, se bornent à doser biologiquement des extraits bruts d'hormones de croissance sans chercher à préciser la part qui revient à chacune des auxines connues (Van Overbeek, D'avila et Santiago de Vasquez, 1945; Stewart et Stuart, 1942; Avery, Greighton et Shalucha, 1940, ...).

Récemment, la technique de chromatographie sur papier appliquée aux composés Indols par Bennet-Clark en 1952, a permis de faire un grand pas dans cette voie, puisqu'elle permet la séparation et l'identification des auxines à noyau Indol.

Cette méthode n'est pas toujours directement applicable et notamment dans le cas d'un matériel végétal chlorophyllien « interference from green pigments and from lipids introduces additionnal

(*) Présenté par M. Bouillenne-Walrand.

difficulties whose solution will require further research » (Stowe et Thimann, 1954).

Dans la présente note, nous indiquons une méthode rigoureuse et reproductible permettant l'extraction, la purification et le dosage de l'acide 3-indolacétique ainsi que l'étude de son métabolisme au cours de la vie d'un végétal.

§ 1 — Extraction de l'A. I. A. (acide 3-indolacétique)

De nombreuses expériences concernant l'extraction des substances de croissance ont amené les auteurs à penser que l'A I A existe dans les plantes sous deux formes : une forme dite « libre » et une autre dite « liée ».

C'est Thimann et Skoog qui ont formulé cette hypothèse pour la première fois en 1940.

Plusieurs faits de la littérature semblent confirmer que l'A.I.A. peut effectivement être lié dans la cellule, vraisemblablement à une protéine.

Nous pensons avec certains auteurs que les termes « A.I.A. libre » et « A.I.A. lié » représentent, avant tout, un fait pratique : l'A.I.A. libre peut facilement être extrait à 0° C par l'éther, tandis que l'extraction de l'A.I.A. lié nécessite l'hydrolyse préalable des protéines par des enzymes ou les alcalis.

a) *Extraction de l'auxine libre*

Nous appelons « auxine libre » l'auxine extraite d'un tissu vert frais par l'éther à 0° C et à l'obscurité.

Les feuilles, aussitôt détachées de la plante mère sont placées dans un pèse-filtre que l'on plonge dans un mélange réfrigérant de neige carbonique et d'acétone (T - 70° C).

Les échantillons sont pesés, puis broyés finement dans un mortier avec de la neige carbonique et ensuite placés dans un Erlenmeyer; on ajoute alors un volume d'éther fraîchement distillé 5 à 10 fois égal au poids du matériel frais. On met à l'obscurité à 0° C jusqu'au lendemain matin. L'éther est alors décanté du matériel végétal par filtration sur papier filtre dur et sous vide léger. Le tissu végétal est rincé avec deux fois 5 cc d'éther frais.

La phase aqueuse (pH 6.3) formée à basse température par l'action de l'éther sur le matériel végétal est séparée de l'éther en

la gelant; elle est ensuite acidifiée au pH 3.5 par addition d'HCl 0.5 N. : 5 gouttes d'une solution aqueuse à 0.02 %, avec méthyl-orange comme indicateur.

Le pH 3.5 est obtenu lorsque la couleur de la solution passe de l'orange au rouge clair.

La phase aqueuse est alors lavée avec 3 fois 5 cc d'éther (1).

Les diverses fractions éthérées sont alors combinées et amenées à 50 cc, c'est ce que nous appellerons « l'extrait brut d'auxine libre ».

b) *Extraction de l'auxine liée*

Nous appelons « auxine liée » l'auxine extraite après traitement d'un tissu végétal, préalablement épuisé en auxine libre, à 120° C pendant 30 minutes en milieu alcalin au pH 10.5.

Après extraction de l'auxine libre, le tissu végétal est repris dans un Erlenmeyer et additionné d'une solution de Na OH ajustée au pH 10.5.

On ajoute 2 cc de solution par gr de tissu à extraire. La suspension est alors passée à l'autoclave pendant 30 minutes à 120° C.

Après ce traitement, la suspension est amenée au pH 3.5 au moyen d'HCl 0,5 N (mesures du pH réalisées au pH mètre de Beckman).

Le tissu végétal est alors décanté de la phase aqueuse par filtration sur ouate et sous vide, puis rincé avec 2 fois 5 cc d'H_2O distillée.

La phase aqueuse est enfin lavée 3 fois à l'éther désoxydé (proportions : 2/3).

Les diverses portions éthérées sont rassemblées et amenées à 50 cc; c'est ce que nous appellerons « l'extrait brut d'auxine liée ».

§ 2 — Purification des extraits bruts

La nécessité de purifier les extraits bruts est tout-à-fait évidente. La quantité considérable de chlorophylles, lipides, etc...

(1) Selon Larsen (1955) on peut extraire l'auxine de sa solution aqueuse en lavant cette solution à l'éther. L'extraction n'est quantitative à 100 % que lorsque le pH de la solution aqueuse est compris entre 2,5 et 4,7.

Lors de ce partage entre l'eau et l'éther, l'indicateur reste dans la phase aqueuse et est sans effet sur la réponse du test Avena (Terpstra, 1953).

contenus dans ces extraits contrarie une diffusion convenable de l'A.I.A. de l'agar dans les coléoptiles d'Avoine, lors du dosage biologique.

De plus, il est nécessaire de séparer l'A.I.A. des substances inhibitrices de croissance.

Les méthodes permettant la séparation des auxines de ces inhibiteurs sont peu nombreuses et *ont été fort peu utilisées.*

La méthode employée ici est inspirée de celle mise au point en 1951 par LINSER.

On réalise des colonnes d'oxyde d'aluminium (Al_2O_3 BROCKMAN, MERCK, DARMSTADT) de 125 mm de haut et 20 mm de diamètre.

La partie supérieure de ces colonnes est protégée par une mince couche de laine de verre.

La colonne est amorcée avec 25 cc d'éther sulfurique frais; on passe ensuite l'extrait éthéré (aussi bien l'extrait brut d'auxine libre que d'auxine liée); la colonne est finalement rincée avec 50 cc d'éther et soigneusement essorée sous vide. On élue alors l'A.I.A. en passant 50 cc Na OH O.5 N. sur la colonne.

L'éluat est acidifié au pH 3.5 avec HCl 0.5 N; ce qui provoque l'apparition d'un précipité d'Al $(OH)_3$.

On centrifuge (pendant 10 min. à 4.000 t/min.) en vue d'écarter ce précipité. Le culot de centrifugation est lavé 2 fois avec 2-3 cc d'H_2O distillée.

Le liquide acidifié et les eaux de lavage sont extraites 3 fois à l'éther (2 volumes d'éther pour 3 volumes de solution aqueuse).

Les diverses fractions éthérées sont réunies et les extraits ainsi purifiés sont, avant d'être concentrés, déshydratés de la manière suivante :

Les récipients contenant l'extrait éthéré sont plongés dans la neige carbonique; les flocons de glace qui se forment sont alors rapidement enlevés de l'éther par filtration sur papier filtre dur, sous vide et à froid.

Le papier filtre est finalement rincé avec quelques cm^3 d'éther froid.

Les extraits ainsi déshydratés sont concentrés; d'abord par distillation à 20° C et sous vide, puis, finalement dans de petits tubes à réaction gradués, simplement sous vide.

Les extraits sont concentrés à 2 cc.

L'extrait purifié ainsi obtenu pourrait déjà être incorporé dans l'agar en vue du dosage par le Test Avena, mais LINSER a montré que des composés Indols, autres que l'A.I.A. pouvaient également être adsorbés par l'Alumine.

Pour la séparation de ces divers corps indoliques, nous nous sommes adressé à la technique de chromatographie sur papier appliquée aux composés Indols par BENNET-CLARK en 1952.

Grâce à cette méthode, nous avons pu démontrer : 1) que nos extraits, aussi bien d'auxine libre que d'auxine liée, contenaient au moins 4 composés Indols, 2) que les substances que nous avons isolées donnent toutes une courbure négative dans le test Avena de Skoog et peuvent par conséquent être considérées comme des hormones de croissance.

Notons que ces dernières années, plusieurs auxines à noyau Indol ont été mises en évidence chez les végétaux supérieurs. Ce sont : l'A.I.A. et son ester éthylique, l'acide indolpyruvique, l'indoleacétonitrile et l'indolacétaldéhyde.

Voici le mode opératoire de la séparation et identification de l'A.I.A.

Les extraits purifiés sont appliqués au moyen d'une micro-pipette, en des points équidistants, le long d'une ligne tirée parallèlement à un côté d'un papier filtre Whatman n° 4.

Sur le même chromatogramme, on place un spot avec de l'A.I.A. synthétique en quantité suffisante (5γ) pour qu'il donne une réaction colorée avec le réactif de Erhlich (1 gr p-diméthyl-aminobenzaldéhyde dans 100 cc HCl N).

Un léger courant d'azote permet d'accélérer l'évaporation de l'éther sur le papier.

Le chromatogramme est alors mis à développer, méthode ascendante ou descendante, dans une cage saturée (au moins depuis 24 h.) par le mélange Isopropanol 80 p—NH_4OH 5p—H_2O 15 p.

Après 15 heures, le front de solvant a parcouru environ 25 cm. Le papier est alors retiré et séché à la température ordinaire du laboratoire. La bande de papier correspondant au spot témoin d'A.I.A. est alors découpée et vaporisée avec le réactif de Erhlich.

Lorsque le papier est sec, une tache rose bleuâtre apparaît à l'endroit où est localisé l'A.I.A. (voir chromatogramme de la fig. I).

On découpe alors transversalement sur le chromatogramme de l'extrait étudié (voir Fig. 1), les bandes de papier qui correspondent au Rf de l'A.I.A.

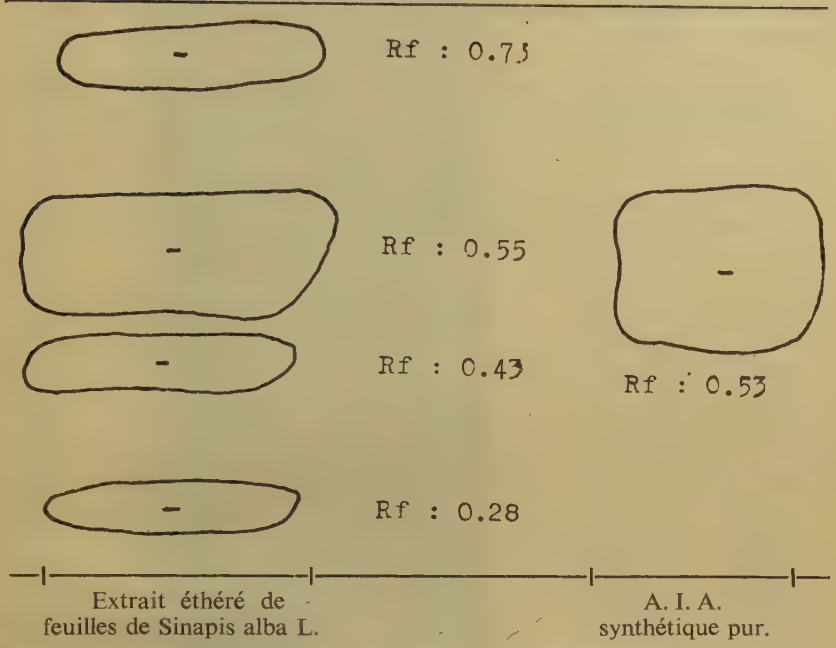


Fig. 1 (Méthode ascendante) Chromatogramme

Ces bandes de papier sont découpées en petits morceaux et éluées avec 10 cc d'éther frais pendant 24 h. à 0° C, à l'obscurité. Après ce temps, l'éther est décanté et le papier rincé 2 fois avec 5 cc d'éther; les diverses portions éthérées sont rassemblées et concentrées à environ 1 cc.

Dans le tube à réaction qui contient cet extrait, on ajoute un volume déterminé de solution chaude d'agar à 3 %. L'éther s'évapore. Les petits tubes à réaction contenant l'agar sont bouchés et laissés en frigo pendant 24 h (ceci afin d'assurer une répartition homogène de l'A.I.A. dans l'agar). On réalise ensuite le dosage biologique.

§ 3 — Dosage de l'A. I. A.

Le Test Avena de Went (« Standard Method ») est assurément la méthode de dosage des substances de croissance la plus utilisée.

Le Test Avena de Skoog (« Deseeded Method ») est beaucoup moins pratiqué; il permet pourtant de doser quantitativement de très faibles concentrations d'hormones non détectables par la méthode de Went.

Etant donné sa plus grande sensibilité, nous avons préféré le Test de Skoog à celui de Went (voir diagramme Fig. 2).

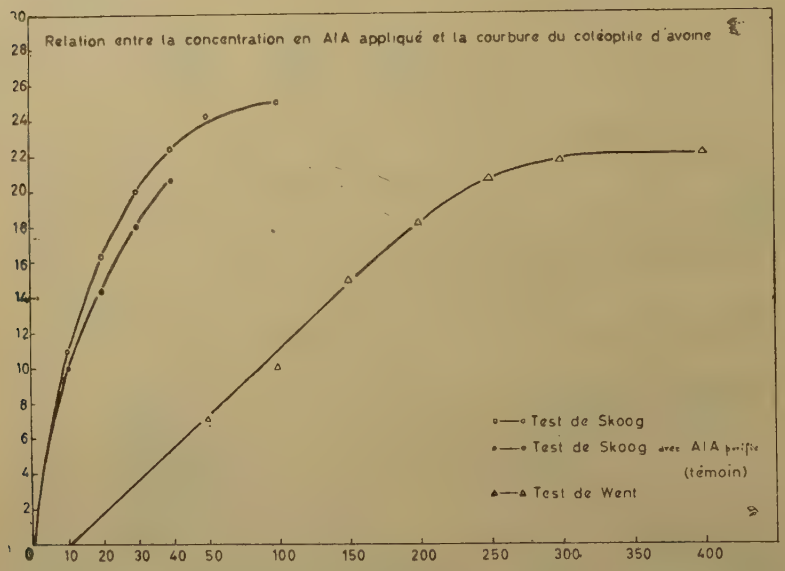


Fig. 2

En abseisse : concentrations d'AIA en γ/litre.
En ordonnée : courbures du coleoptile en degrés.

Les grains d'Avoine (variété Victory Oats) sont décortiqués et mis à tremper pendant 3 heures dans de l'eau de la distribution, à la lumière du jour.

Ils sont alors égouttés et semés sur ouate et papier filtre imbibé d'eau de la distribution également, de telle sorte que l'embryon soit au-dessus et toujours dirigé dans le même sens.

Les semis sont alors placés dans une chambre obscure à 25-26° C et 85-89 % d'humidité relative.

Vingt-quatre heures après que les graines ont été mises à l'obscurité, elles sont éclairées pendant 4 heures par une lampe

19° 21° 24° 19°5 — \ 22°5 25° 19° 19° 15°5

Courbure moyenne : 20°5

Cette courbure moyenne de 20°5 correspond à une concentration de 10γAIA/1000 cc agar (voir courbes).

Fig. 3. — Photographie d'un Test-Avena, concernant le dosage biologique d'un extrait éthéré de feuilles de *Sinapis alba*, traité suivant notre méthode.

rouge de 40 Watts placée à 40 cm au dessus du semis, ceci en vue d'annuler la croissance du mésocotyle.

Lorsque les coléoptiles commencent à croître (0,5-1 cm), les semis sont inclinés suivant un angle d'environ 60°, les racines dirigées vers le bas, de telle sorte que les coléoptiles puissent croître convenablement sans courbure à la base, ce qui se produit inévitablement si le semis est maintenu horizontal.

Lorsque les coléoptiles ont environ 1,5-2 cm, on les détache de l'albumen, on les introduit dans les supports de verre et on les maintient en place par un tampon d'ouate que l'on glisse dans le collier du support de verre.

Un point délicat de la méthode est d'orienter les coléoptiles de la même façon que si l'albumen n'avait pas été enlevé, de sorte que, lorsqu'on placera le bloc d'agar (soit à gauche, soit à droite du coléoptile) celui-ci se trouve juste au-dessus d'un des deux faisceaux vasculaires qui parcourent le coléoptile.

Dix-sept à dix-huit heures après avoir enlevé l'albumen, les coléoptiles sont prêts à être utilisés; ils dépassent alors le collier du support de verre d'environ 3 cm.

On coupe le sommet du coléoptile de façon à dégarnir la première feuille sur environ 0,5 cm, on détache cette première feuille et on applique immédiatement le bloc d'agar (blocs de 10,7 mm^3).

On photographie après 5 heures.

La figure 3 représente l'image obtenue avec l'A.I.A. d'un extrait végétal purifié comme nous l'avons dit. La courbure moyenne obtenue correspond à toutes les mesures effectuées avec de l'A.I.A. pur à la concentration de 0,01 γ par cc.

Nous remercions le Professeur Bouillenne et Madame Bouillenne-Walrand pour l'aide qu'ils nous accordée dans l'exécution de notre travail.

Laboratoire de Physiologie végétale
Institut de Botanique, Université de Liège
et Centre de Recherches des Hormones
végétales (I.R.S.I.A.)

BIBLIOGRAPHIE

(1) Avery G. S., H. B. Greighton and B. Shalucha — Extraction method in relation to hormone content of maize endosperms : *Am. J. Bot.*, **27**, 289-300, 1940.

(2) Avery, G. S. — Alcohol extraction of growth hormone from plant tissue. *Am. J. Bot.*, **28**, 679-682, 1939.
(3) Avery, G. S., J. Berger and B. Shalucha — The total extraction of free auxin and auxin precursor from plant tissue. *Am. J. Bot.*, **28**, 596-607, 1941.
(4) Avery, G. S., J. Berger and B. Shalucha — Total auxin extraction from wheat. *Am. J. Bot.*, **29**, 612-616, 1942.
(5) Bennet-Clark, T. A., M. S. Tambiah and N. P. Kefford. — Estimation of plant growth substances by partition chromatography, *Nature*, **169**, 452-453, 1952.
(6) Du Buy, H. G. — A method for extracting growth substances from pigmented tissues. *Journal of Agric. Research*, **56**, 155-158, 1938.
(7) Gustafson, F. B. — The extraction of growth hormones from plants. *Am. J. Bot.*, **28**, 947-951, 1941.
(8) Haagen-Smit A. J., W. D. Leech, W. R. Bergren — Estimation, isolation, and identification of auxins in plant materials. *Am. J. Bot.*, **29**, 500-506, 1942.
(9) Larsen, P. — Growth substances in higher plants. Dans K. Paech et M. V. Tracey (ed) : *Modern Methods og Plant Analysis*. Vol. III, 565-625. Springer-Verlag. Berlin, Göttingen. Heidelberg, 1956.
(10) Linser H. — Zur methodik der Wuchstoffbestimmung. II. Die Extraktion von Pflanzenmaterial. *Planta*, **29**, 392-408, 1939.
(11) Linser, H. — Versuche zur chromatographischen Trennung von Wuchs und Hemmstoffen. *Planta*, **39**, 377, 1951.
(12) van Overbeek, J. — A simplified method for auxin extraction. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, **24**, 42-46, 1938.
(13) van Overbeek, J., G. Davilla Olivo, and E. M. Santiago de Vasquez — A rapid extraction method for free auxin and its application in geotropic reactions of Bean seedlings and sugarcane nodes. *Bot. Gaz.*, **106**, 440-451, 1945.
(14) Skoog, F. — A deseeded Avena test method for small amounts of auxin and auxin precursors. *Journ. of gener. Physiology*, **20**, 311-334, 1937.
(15) Stewart, W. S. and N. W. Stuart. — The distribution of auxins in bulbes of Lilium longiflorum. *Am. J. Bot.*, **29**, 529-532, 1942.
(16) Stowe, B. B. and K. V. Thimann — The paper chromatography of indole compounds and some indole containing auxins of plant tissues. *Arch. of Biochem.* **51**, 499-516, 1954.
(17) Terpstra, W. — Extraction and identification of growth substances. *Thesis* (Utrecht), 1953.
(18) Thimann, K. V. — Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *Journ. Gen. Physiol.*, **18**, 23-34, 1934.
(19) Thimann, K. V. and F. Skoog. — The extraction of auxins from plant tissues. *Am. J. Bot.*, **27**, 951-960, 1940.
(20) Thimann, K. V., F. Skoog, and A. C. Byer. — The extraction of auxin from plant tissues. *Am. J. Bot.*, **29**, 598-606, 1942.
(21) Wlitos, A. J., and W. Meudt. — The role of auxin in plant flowering. II Methods for the extraction and quantitative chemical determination of free 3-indoleacetic acid and other indole compounds from plant tissues. *Contr. Boyce Thompson Inst.* **17**, 401-411.
(22) Went, F. W., and K. V. Thimann. — Phytohormones, Mac Millan Company. New-York, 1937.

30809 Couterick

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, n° 5, 1957, pp. 241-252

RECHERCHES SUR LE DOSAGE DES AUXINES

par R. BRONCHART (*)
Licencié en Sciences Botaniques — U. Liège

II — *Etude de l'évolution de la teneur en Acide -3- indolacétique libre et lié au cours du développement de* Sinapis alba L.

Depuis les travaux de Tournois de 1913, de nombreux physiologistes ont accordé une attention toute particulière au rôle du photopériodisme dans le déclenchement de la floraison.

Certains d'entre eux ont été progressivement amenés à conclure que la durée de l'éclairement quotidien déterminait la floraison par la synthèse de certains produits dits « Hormones de floraison » (Cailahjan, 1938).

Les essais en vue d'isoler ces substances n'ont pas été très concluants; c'est pourquoi Hamner & Bonner (1938) ont tenté de connaître la nature chimique de ces hormones par voies d'analogie. Ils ont traité les plantes expérimentées par applications extérieures de diverses substances chimiques dont ils supposaient qu'elles pourraient remplacer les agents responsables de la floraison.

Les auxines et en particulier l'Acide-3-indolacétique (AIA) ont reçu une attention toute particulière dans ces recherches (Hamner & Bonner, 1938; Van Overbeek, 1951; Thurlow & Bonner, 1947).

A la suite de ces expériences, divers auteurs (Van Overbeek & coll. 1947, 1948, 1951; Galston, 1947) ont attribué à l'AIA un rôle plus ou moins déterminant dans la floraison. La dernière en date est celle de Galston, selon laquelle la synthèse du florigène, et par conséquent la floraison, aurait lieu pour une teneur caractéristique en AIA.

Cependant, aucune des théories émises ne repose sur des mesures du contenu en AIA des végétaux au moment de la floraison; elles sont basées uniquement sur les résultats d'application de

(*) Présenté par le Prof. R. Bouillenne et Madame M. Bouillenne-Walrand.

l'AIA en concentrations pharmacodynamiques; elles ne tiennent aucun compte du bagage métabolique de la plante.

Cette absence de documents sur le métabolisme des tissus en fonction de la durée des jours, du déclenchement de la floraison et de l'action de l'AIA nous a engagé à entreprendre le présent travail : nous avons dosé l'AIA dans les feuilles de plantes (*Sinapis alba L.*) cultivées d'une part, en 8 heures de jour où elles ne fleurissent pas et, d'autre part, en 16 heures de jour où elles se développent et fleurissent normalement.

Avant toute autre chose, deux points essentiels devaient être résolus :

1) La mise au point de techniques d'extraction, de purification et de dosage des auxines existant dans les tissus. Ceci a fait l'objet d'une précédente publication.

2) L'étude du développement de *Sinapis alba*, afin de pouvoir réaliser les dosages d'AIA à des stades bien déterminés du *développement*.

Croissance et développement de *Sinapis alba L.*

A — *En jours longs*

L'étude du développement de *Sinapis alba L.*, a été faite dans le Phytotron de Liège. Il a été cultivé dans les conditions de jours longs (J. L.), où il fleurit normalement.

Nous avons distingué au moins 3 grandes périodes :

1) *La période végétative* va de la germination à la sexualisation du méristème.

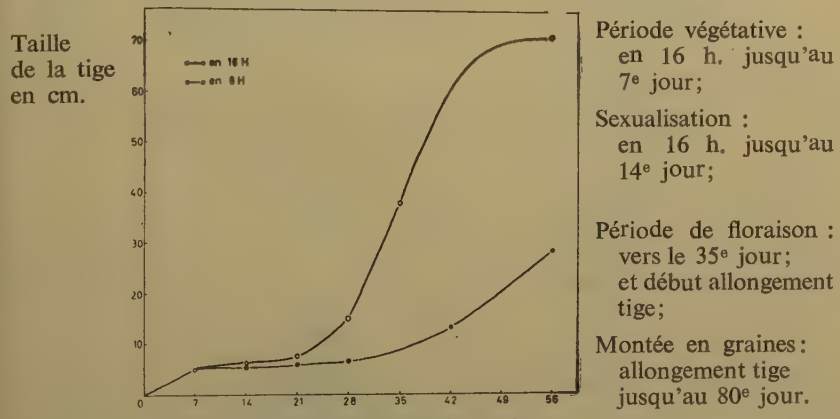
Par la méthode des transferts de jours longs en jours courts (J. C.), après des temps progressifs, 7, 14, 21, 28 et 35 jours, on peut constater que la sexualisation du méristème chez *Sinapis alba L.* a lieu très tôt, entre le 7e et le 14e jour après le semis : après 7 jours de culture en jours longs, le méristème est toujours végétatif et la plante transférée en jours courts ne fleurit pas et ne le fera jamais; après 14 jours de culture en jours longs, la plante est sexuée et le transfert en jours courts n'empêche pas les primordia floraux formés pendant les 14 premiers jours de se manifester sous forme de boutons, au bout d'une trentaine de jours (voir Fig. 1).

Fig. 1 — Del. R. Bronchart — Sinapis alba cultivé pendant 14 jours en 16 h. puis transféré en 8 h.
Après 30 jours de culture en 8 h. on peut voir les primordia floraux formés en 16 h.

Certes, le transfert en jours courts après le 14e jour, provoque l'avortement des boutons floraux, mais ce phénomène est secondaire; car il ne se produit que pendant peu de temps après le 14e iour.

Ainsi donc, quatorze jours après le semis en jours longs, toutes les feuilles et les primordia floraux sont formés. En général il apparaît une hampe florale, très rarement deux.

Cependant, aucune feuille n'est étalée et la tige ne s'est pas encore allongée. La croissance est limitée à l'hypocotyle qui,en 7 jours, atteint une taille maximum de 4 à 5 cm dans nos conditions de culture (voir diagramme Fig. 2).



Nombre de jours après le semis.
Fig. 2 — Croissance de Sinapis alba L.

Fig. 3 — Développement de Sinapis alba L, cultivé en jours longs de 16 h. Del. R. Bronchart.

2) La deuxième période, que nous avons appelée *période de floraison*, va de la sexualisation à la floraison proprement dite, qui a lieu vers le 35e jour.

C'est durant cette période qu'a lieu la transformation des primordia floraux en fleurs organisées, prêtes à s'épanouir.

C'est aussi au cours de cette période que la tige croît rapidement et que toutes les feuilles s'étalent (voir dessins fig. 3).

3) La troisième *période* est celle *de la montée en graines.*

Elle est caractérisée par l'allongement de la hampe florale, l'épanouissement des boutons floraux et la fructification, qui dure jusqu'au 80e jour environ.

A la fin de cette période, les feuilles meurent.

B — *En jours courts*

Des expériences répétées de nombreuses fois et toujours avec les mêmes résultats permettent de voir que l'application de jours courts, à partir du semis, ralentit la croissance de *Sinapis alba*,

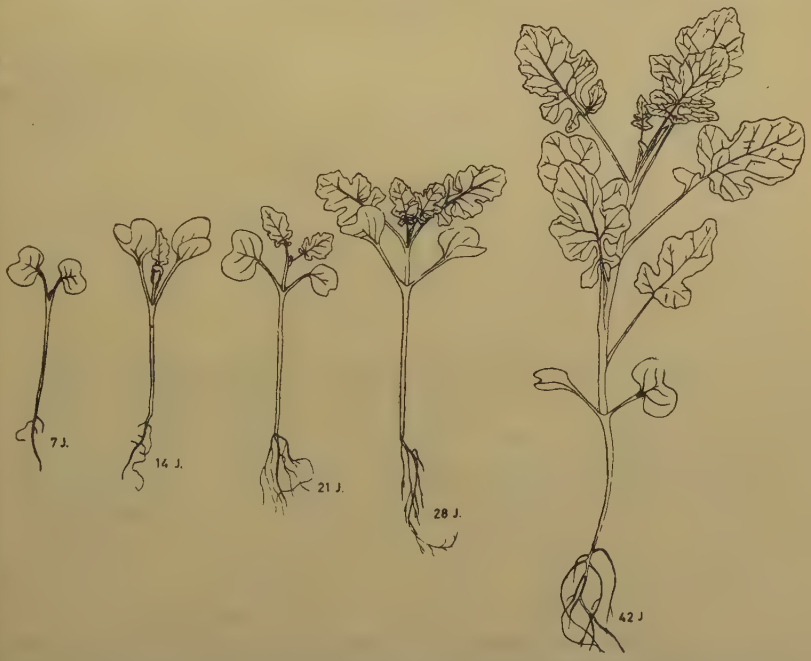


Fig. 4 — Développement de Sinapis alba L. cultivé en jours courts de 8 h. Del. R. Bronchart.

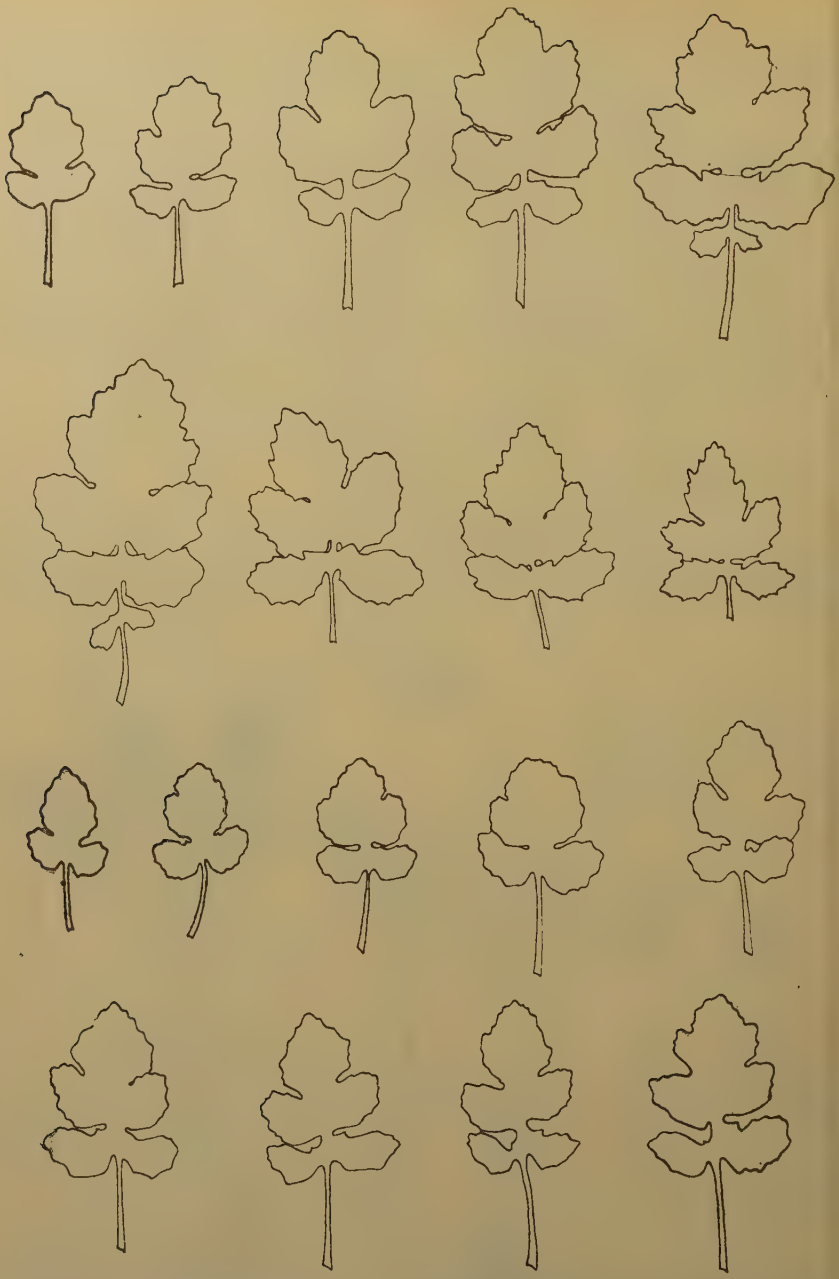


Fig. 5 — Les 9 feuilles successives de Sinapis alba L. cultivé en jours longs de 16 h. (en haut).
Les 9 premières feuilles de Sinapis alba L. cultivé en jours courts de 8 h. (en bas). Del. R. Bronchart.

dès le 7e jour — pas avant — et arrête son développement (voir Fig. 4). On sait depuis de nombreuses années que la forme des feuilles est influencée par le développement de la plante (Bouillenne, 1940). Sironval (1951) a montré, pour le fraisier, que l'état d'avancement du développement peut être caractérisé par la forme des feuilles.

De même, chez *Sinapis alba*, en jours courts, le nombre moyen de lobes par feuille augmente progressivement, de la première à la quatrième feuille, mais à partir de la cinquième feuille, la complication foliaire est stationnaire : *toutes les feuilles ultérieures ont le même nombre moyen de lobes* (6 lobes) et parallèlement le développement ne progresse plus (voir Fig. 5).

Remarquons également, que la taille des feuilles subit l'influence des jours courts. En 8 heures, les surfaces foliaires ne dépassent jamais 8 cm², alors qu'en 16 heures les feuilles 5 et 6 atteignent 22 cm² (voir Fig. 6).

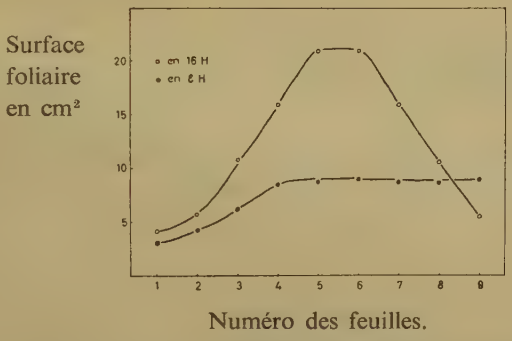


Fig. 6 — La surface des feuilles chez Sinapis alba L.

En jours longs au contraire, les feuilles présentent progressivement une complication de leur forme (nombre de lobes) et une augmentation de leur surface; on observe après un certain nombre de feuilles des valeurs maxima de ces deux données; puis (voir Fig. 5) une simplification. Ceci ne se produit jamais en jours courts.

Evolution des teneurs en auxine au cours du développement

L'évolution de la teneur en AIA libre et lié des 1e, 2e, 5e et 6e feuilles de *Sinapis alba* a été suivie, sur des plantes cultivées soit

en jours longs soit en jours courts, à différentes étapes du développement de la plante.

A — *En jours longs*

Nous avons vu précédemment que la sexualisation du méristème chez *Sinapis alba* a lieu très tôt alors qu'aucune feuille n'est encore étalée. Il en résulte que tous les dosages de feuilles de plantes en jours longs ont été réalisés sur des organismes déjà sexués.

D'une façon générale, la teneur en AIA total augmente dans la feuille en voie de croissance jusqu'à l'état adulte, puis diminue dans la feuille qui vieillit.

Cette évolution s'accompagne de changements des teneurs respectives des deux formes de l'AIA :

— dans la feuille jeune, 75 % environ de l'AIA se trouve sous la forme libre;

TABLEAU I

Evolution de la teneur en AIA au cours de la croissance des feuilles chez des plantes sexuées en jours longs à 20° C et 80 % d'humidité relative

	AIA libre				AIA lié				AIA total			
Nombre jours après le semis \ N° Fe	1	2	5	6	1	2	5	6	1	2	5	6
20	2,6	3,0			0,9	0,9			3,5	3,9		
30	0,2	0,2	2,2	8,2	5,5	12,4	4,5	2,6	5,7	12,6	6,7	10,6
35	0,9	0,8	1,8	1,8	48,3	47,4	28,2	28,1	49,2	48,2	30,0	29,9
52	22,5	12,4	6,2	7,5	1,8	4,0	9,8	9,2	24,3	16,4	16,0	16,7

Les résultats sont exprimés en γ/kg poids frais.

— avec l'âge, les liaisons AIA-Protéines vont se renforçant et atteignent un maximum dans les feuilles adultes. Il y a alors très peu d'AIA libre, mais par contre beaucoup d'AIA lié;

— enfin, du cours du vieillissement de la feuille, l'AIA lié se libère des substrats auxquels il était attaché et beaucoup d'AIA se trouve sous la forme libre. Cette augmentation du contenu en AIA libre coïncide avec la floraison et la fructification (voir tableau I

On pourrait peut-être éclairer quelques résultats publiés par divers auteurs qui ont montré que le grain de pollen (HATCHER, 1945; LARSEN & TUNG, 1950) comme l'ovule (HATCHER, 1945) contiennent très peu d'auxine extrayable à l'éther.

Par contre, après la fécondation, la teneur en auxine augmente considérablement dans la graine en voie de formation (HATCHER, 1945); cette auxine s'accumule progressivement sous la forme liée dans l'albumen de la graine (HATCHER, 1945; LUCKWILL, 1949).

Or nous observons, dans les feuilles de nos plantes cultivées en jours longs, qu'au moment de la montée en graines, les disponibilités en AIA libre augmentent fortement.

Il est donc vraisemblable que cet AIA libre aille s'accumuler dans les graines en voie de formation, ce qui expliquerait la chute de la teneur en AIA total que nous avons observée dans les feuilles à ce moment.

B — *En jours courts*

En jours courts, la non-floraison des plantes s'accompagne d'une évolution de la teneur en AIA toute différente de celle observée en jours longs.

Si dans la feuille jeune, la situation est comparable à celle observée en 16 h., à savoir faible teneur en AIA, par la suite, l'évolution n'est plus du tout la même.

TABLEAU II

Evolution de la teneur en AIA au cours de la croissance des feuilles chez des plantes végétatives en jours courts, à 20 C° et 80 % d'humidité relative

	AIA libre				AIA lié				AIA total			
Nombre jours après semis \ N° Fe	1	2	5	6	1	2	5	6	1	2	5	6
25	1,4	1,5			2,3	2,8			3,7	4,3		
45	0,2	0,2	0,3	0,4	17,1	13,1	10,9	10,5	17,3	13,3	11,1	10,8
56	0,6	0,7	0,8	0,8	56,0	61,8	73,2	71,7	56,6	62,6	74,0	72,5

Les résultats sont exprimés en γ/kg poids frais.

L'influence des jours courts se fait sentir :

1) sur l'accumulation de l'AIA total qui est beaucoup moins rapide qu'en 16 heures. Dans les feuilles adultes, les teneurs en AIA total sont environ 3 fois plus faibles en 8 heures que dans les mêmes feuilles au même état en 16 heures.

2) sur le fait que, au fur et à mesure que la feuille fonctionne et prend de l'âge, l'AIA continue à s'accumuler sous la forme liée.

A aucun moment, on ne trouve dans les feuilles des plantes placées en 8 heures de l'AIA libre en quantité considérable mais, cependant, en ce qui concerne l'AIA total, on en trouve surtout dans les feuilles âgées, une forte concentration (voir tableau II).

Nous sommes donc amené à constater que l'application de jours courts de 8 heures modifie l'évolution normale de la teneur en AIA total ainsi que l'état — libre ou lié — de cet AIA.

Les diagrammes Fig. 7 et 8 illustrent ces constatations.

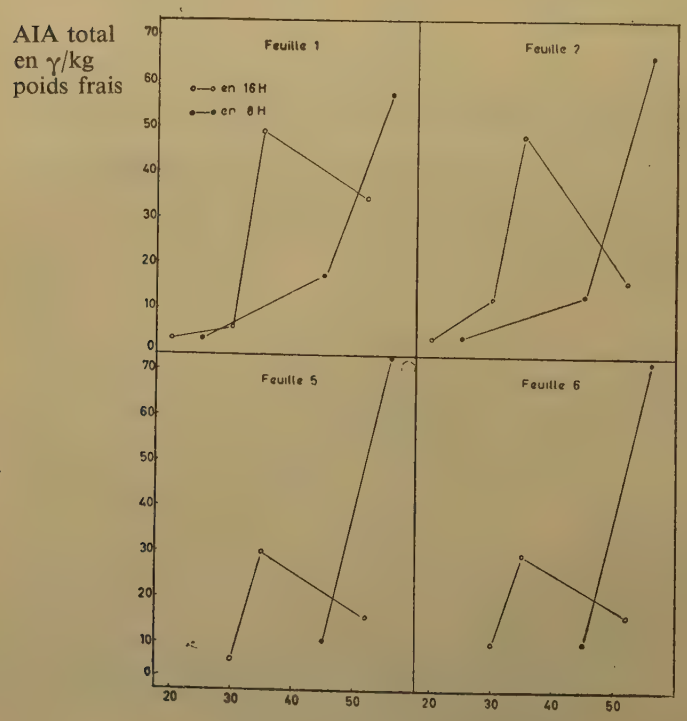


Fig. 7 — Evolution de la teneur en AIA total aux cours de la croissance des feuilles chez Sinapis alba L.

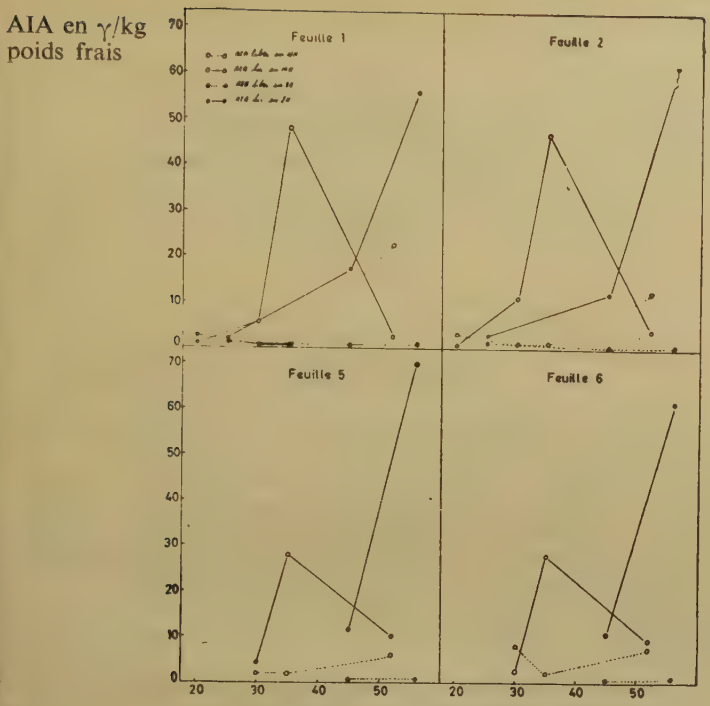


Fig. 8 — Evolution de la teneur en A I A libre et lié au cours de la croissance des feuilles chez Sinapis alba L.

Conclusions

L'étude analytique du métabolisme de plantes végétatives et de plantes en fleurs, n'a pas encore été poussée très loin jusqu'à présent. Cependant, il apparaît de plus en plus évident que la photopériode touche de nombreux aspects du métabolisme.

Il a déjà été démontré que la nature de l'insaponifiable dans les feuilles, la teneur en chlorophylle de celles-ci (Sironval, 1956) etc... sont différentes suivant les conditions photopériodiques.

Nous y ajoutons le fait que, dans *Sinapis alba*, cultivé en milieu conditionné constant du Phytotron de Liège, le contenu en AIA, sous ses formes libre et liée varie suivant les photopériodes.

Aussi nous pouvons affirmer que *ce n'est pas simplement le*

métabolisme d'une substance, à savoir l'hormone florigène, mais l'ensemble du métabolisme qui est touché par la photopériode.

Université de Liège,
Institut de Botanique
Laboratoire de Physiologie végétale
Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I. R. S. I. A.)

BIBLIOGRAPHIE

Cailahjan M. H. : On the mecanism of photoperiodic reaction. *Compte-Rendu Acad. Sci. U. R. S. S.* **18**, 607, 1938.

Hamner K. C. et D. Bonner : Photopériodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* **100**, 388-431, 1938.

Hatcher E. S. J. : Studies in the vernalisation of Cereals. IX. Auxin production during development and ripening of the anther and carpel of spring and winter Rye. *Annals Botany*, **9**, 235-266, 1945.

Larsen P. & Tung Sin. M. : Growth-promoting and growth-retarding substances in pollen from diploid and triploid apple varieties. *Bot. Gaz.* **3**, 436-447, 1950.

Luckwill L. C. : Le rôle des hormones végétales dans la fructification. *Endeavour*, **8**, 188-193, 1949.

Van Overbeek J. : Dans Skoog (ed) : *Plant Growth substances*; Univ. Wisconsin Press. pp. 225-244, 1951.

Sironval C. : Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges. *Mém. Acad. Roy. Belg.* (Classe Sc.) **26**, fasc. 4, 1951.

Sironval C. : La photopériode et la sexualisation du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges. *C. R. des recherches de l'I. R. S. I. A.*, n° 18, 1957.

Thurlow J. et J. Bonner : Inhibition of photoperiodic induction in Xanthium. *Am. J. Bot.* **34**, 603-604, 1947.

Tournois J. : Anomalies florales du houblon japonais et du chanvre déterminées par les semis hâtifs. *C. R. Acad. Sc.* 153, 1017, 1911.

Tournois J. : Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre. *C. R. Acad. Sc.* 155, 297, 1912.

Tournois J. : Etudes sur la sexualité du houblon. *Ann. Sc. Nat.* (*Bot*). 9me série, 19, 49, 1914.

Galston A. W. : Adaptive enzymes, endogenes rythms and the photoperiodic behavior of plants. *Huitième Congrès International de Botanique*, Sections 11 et 12, 326-327, Paris 1954.

R. Bouillenne, P. G. Kronacker et J. de Roubaix : Etapes morphologiques et chimiques dans le cycle végétatif de la betterave sucrière. *Publ. Inst. Belge Bett.* N° 3, 1940.

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, n° 6, 1957, pp. 341-353

LES VARIATIONS DE L'ABSORPTION ET DE LA DISTRIBUTION DU PHOSPHORE CHEZ *SINAPIS ALBA L.* ÉTUDIÉES PAR LA MÉTHODE DU PHOSPHORE RADIOACTIF

I — LES VARIATIONS AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DU VÉGÉTAL

par G. BERNIER
Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège

Introduction

L'étude de l'absorption et de la distribution des sels de phosphore, en fonction des stades du développement des végétaux a fait l'objet de nombreuses recherches. Dastur & Ahad (1941), Olson et Bledsoe (1942) notamment ont étudié l'absorption minérale chez le coton. Ils s'accordent pour la décrire comme suit : l'absorption des sels est rapide et importante dans les premiers stades du développement et jusqu'à la floraison; elle atteint un maximum lors des premières étapes de celle-ci. Quand la formation des fruits commence, elle diminue jusqu'à devenir négligeable et cela d'autant plus qu'il y a plus de fruits formés.

Sayre (1948) travaillant sur le maïs a montré que le phosphore était absorbé depuis la germination jusqu'à la maturité. Cependant le phénomène s'atténue considérablement à partir de la floraison et de plus en plus lors de la fructification.

P. Prevot (1949) constata un phénomène assez comparable chez l'Arachide. Cette plante montre des besoins accrus en éléments minéraux, notamment en phosphore, au début de la floraison. Par la suite, lors de la fructification, elle absorbe peu.

Dans une étude sur le rapport entre l'absorption du phosphore et les étapes du développement chez *Andropogon ischaemum*,

Présenté par M. R. Bouillenne.

Tsao, Rabideau et Whaley (1950) constatèrent que l'absorption du phosphore suit fidèlement l'accroissement en poids sec pendant les 6-7 premières semaines c'est-à-dire jusqu'à l'apparition des fleurs.

Durant la floraison, le phénomène de l'absorption subit une nette régression et parfois même Tsao et col. purent observer une perte en phosphore par la plante.

Dans les tous derniers stades du développement, l'absorption reprend faiblement.

L'évolution de l'absorption du phosphore est donc parallèle chez le coton, chez le maïs, chez l'arachide et chez Andropogon : il y a d'abord une absorption progressive de cet élément puis un ralentissement ou un arrêt aux environs de la floraison.

Les avis diffèrent quant au moment précis auquel se produit ce ralentissement : chez le coton et l'arachide, c'est la fructification, chez *Andropogon*, c'est la floraison tandis que chez le maïs, la distinction entre les deux étapes, floraison-fructification, n'est pas nettement établie.

On trouve dans d'autres travaux (Hester, 1938; Cochran et Olson, 1941; Arnon et Hoagland, 1943; Mederski, 1953; etc.) des avis assez contradictoires.

Il y a lieu de remarquer que beaucoup d'auteurs ne définissent pas d'une manière suffisamment explicite les moments physiologiques auxquels sont faits les prélèvements. De plus, il apparaît que souvent l'analyse a été faite sur les plantes tout entières, sans aucune indication sur le trajet du phosphore, sur la localisation de celui-ci dans les différents organes; l'interprétation des résultats est dans ce cas très malaisée.

Dans le présent travail, nous avons cherché à préciser l'évolution de l'absorption du phosphore par les différents organes de *Sinapis alba L.* pris à différentes étapes du développement.

Techniques

Nous avons étudié l'absorption du phosphore à l'aide d'un traceur radioactif : 32 P. (*).

* Ce phosphore nous a été aimablement fourni par le Centre de Physique Nucléaire de l'Université de Liège.

L'emploi de ce traceur exige la mise au point de diverses techniques :

1° un mode de culture spécial;

2° la recherche des doses de radioactivité adéquates;

3° le dosage du phosphore radioactif;

4° le dosage du phosphore total et le calcul de l'activité spécifique.

L'activité spécifique (A. S.) est le pourcentage de phosphore radioactif dans le phosphore normal.

1° *La culture par aquiculture*

Les plantes sont cultivées dans un bac de culture sur un faux sol constitué de graviers siliceux (porphyres de Quenast concassés) choisis pour leur insolubilité complète dans la solution nutritive acide (**) et pour leur manque de toxicité (Homes).

Ces graviers sont baignés 4 heures par jour (de 9 heures à 11 heures et de 14 heures à 16 heures) par une solution nutritive mise au point par M. Homes.

NH_4NO_3	0,136 gr/l	K H_2PO_4	0,229 gr/l
$Ca(NO_3)_2$	0,583 gr/l	K_2H PO_4	0,038 gr/l
K NO_3	0,512 gr/l	Mg SO_4	0,341 gr/l
$Mg(NO_3)_2$	0,110 gr/l		

Les oligoéléments sont ajoutés d'après une formule établie par Shive et Robbins.

H_3 BO_3	0,003 gr/l	Cu SO_4	0,0005 gr/l
Mn SO_4	0,003 gr/l	Fe SO_4	0,01 gr/l
Mn SO_4	0,003 gr/l		
Zn SO_4	0,001 gr/l		

Le pH de cette solution est 5,5 et sa concentration globale est de 1,97 gr/litre.

2° *Dose de radiophosphore utilisée*

La dose de 32 P. utilisée dans cette recherche est de 20μc par bac.

** Par souci d'éliminer toute trace de calcaire dans le matériel utilisé, nous l'avons lavé à l'acide sulfurique dilué puis à l'eau.

Cette quantité de matière radioactive laissée en contact pendant 24 heures avec les racines ne semble pas leur nuire.

Russel et Martin (1954) conseillent des doses analogues : 5 μc de 32 P. par litre de solution nutritive. (dans nos essais, il y a 2,5 litres de solution nutritive par bac de culture, donc 20 μc/2,5 litres soit 8 μc/litre).

3° *Le dosage du Phosphore radioactif*

Vingt plantes sont cultivées par bac. Le phosphore radioactif est additionné à la solution nutritive à 9 heures du matin et cette dernière est laissée en contact permanent avec les racines pendant 24 heures. Les plantes récoltées le lendemain à 9 heures du matin sont aussitôt séchées à l'étuve à 105°C pendant 12 heures puis broyées en fine poudre et réduites en cendres dans un four électrique à la température de 500-550°C (*) pendant une heure.

La radioactivité des cendres est alors mesurée à l'aide d'un compteur de Geiger-Muller (Scaler, type P N 123/c M. B. L. E.). La durée de chaque mesure est de 10 minutes. Le résultat est exprimé en nombre d'impulsions par minute.

4° *Dosage du Phosphore total*

Ce dosage s'effectue sur les cendres dont on a déjà déterminé la radioactivité.

On élimine d'abord de ces cendres les substances susceptibles de réagir comme le phosphore, en particulier la silice.

On traite le matériel par quelques gouttes d'acide chlorhydrique concentré; on évapore à sec. On réalise deux fois ce traitement. La silice déshydratée précipite sous forme de granules noirs (**).

Les sels minéraux sont ensuite solubilisés par l'acide nitrique 2 N. On traite, cinq fois consécutivement, par 2 cc d'HNO_3 2 N.

* On prend soin de ne jamais dépasser cette température. Il convient en effet pour les dosages de phosphore total que tout le phosphore se transforme en orthophosphates, forme sous laquelle il est dosé dans la technique utilisée par nous (à une température supérieure, les orthophosphates se transforment en pyrophosphates et métaphosphates).

** Le traitement par H Cl poursuit un autre but : si, lors de la minéralisation, les orthophosphates, par suite d'une trop haute température, s'étaient convertis en pyrophosphates, l'ébullition de ces sels avec H Cl pendant dix minutes les retransformerait en orthophosphates (*Mengdehl*).

Chaque fois, on laisse un peu digérer le contenu sur plaque chauffante, puis on filtre (enlèvement de la silice) dans un ballon jaugé de 100 cc.

Après rinçage de la nacelle et du filtre, on amène à 100 cc dans le ballon et on homogénise. On prélève 10 cc de la solution; on y ajoute successivement 30 cc d'eau distillée, 10 cc du réactif I (solution réductrice de monométhyl-p-aminophénolsulfate) et 10 cc du réactif II (solution molybdique). Un quart d'heure après, on ajoute 20 cc du réactif III (solution acétique), on amène à 100 cc avec de l'eau puis on homogénise. On obtient ainsi une couleur bleue due à la formation de l'ion molybdeux (***) et dont l'intensité varie avec la quantité de phosphore. On laisse reposer un quart d'heure pour permettre à la coloration de se stabiliser (voir diagramme 1). Puis on mesure l'intensité de la couleur aux environs de 7.000 Å. La coloration se montre à peu près constante (elle augmente légèrement) pendant deux heures au moins (voir diagramme 1).

Elle est comparée à divers étalons. Toutes les mesures ont été effectuées à l'absorptiomètre photoélectrique de Hilger-Spekker.

Le Matériel végétal

La plante utilisée dans cette étude est une Crucifèracée : *Sinapis alba L.* communément appelée la moutarde blanche. Cette

*** Le phosphore est impliqué dans un complexe phosphomolybdique. L'ion molybdeux est obtenu par réduction de cet acide phosphomolybdique incolore. La sensibilité de la réaction ainsi que la stabilité de la coloration bleue dépendent du choix du réducteur. De nombreux réactifs ont été essayés pour la réduction. Nous avons opté pour la méthode de Scheel qui se sert du monométhyl-p-aminophénolsulfate (appelé communément Métol ou encore Photo-Rex) comme réducteur.

La composition exacte des réactifs employés est la suivante :

Réactif I :

1 gr de Métol, 5 gr de sulfite de soude et 150 gr de bisulfite de soude, sont dissous dans un litre d'eau.

Réactif II :

50 gr de molybdate ammonique sont dissous dans 400 cc d'eau. On y ajoute 500 cc d'acide sulfurique 10 N. On amène à 1 litre.

Réactif III :

340 gr d'acétate de soude sont dissous dans un litre d'eau.

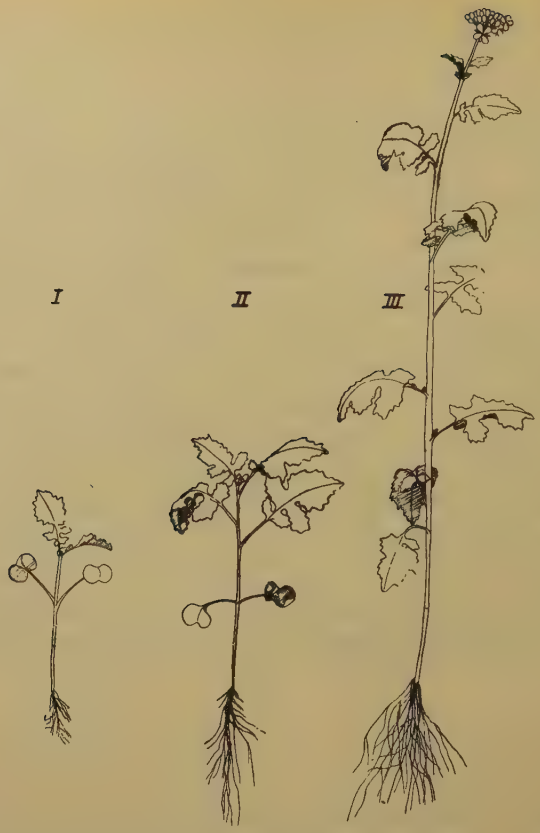


Fig. 1 : 3 stades du développement de *Sinapis alba L.* où sont effectuées nos mesures.
Stade I : stade des 2 premières feuilles.
Stade II : stade boutons.
Stade III : floraison.
(Le stade IV : fructification n'est pas représenté sur cette figure).

plante a été choisie pour l'extrême brièveté de son cycle vital : dans les conditions de culture du Phytotron de l'Université de Liège et de l'I. R. S. I. A. (*), *Sinapis alba* montre déjà ses boutons

* Température de l'air : 20° C.
Humidité de l'air : 80 %.
Durée journalière de l'éclairement : 16 heures (photopériode favorable de Sinapis).

floraux 25 jours après le semis. Après 35 à 38 jours, il est en fleurs. Nos expériences sont réalisées à quatre stades du développement de Sinapis :

— à 16 jours, sur des plantes petites, portant 2 feuilles bien étalées, dont le méristème est déjà sexué (BRONCHART, 1957) mais dont les ébauches florales ne sont pas encore apparentes (fig. 1 : stade I).

— à 26 jours, sur des plantes encore petites, portant 4 feuilles bien étalées et chez qui les boutons floraux apparaissent (fig. 1 : stade II).

— à 36 jours, sur des plantes beaucoup plus grandes, portant de 8 à 12 feuilles et dont les premières fleurs s'ouvrent (floraison; fig. 1 : stade III).

— à 46 jours, sur des plantes semblables aux précédentes mais dont l'inflorescence s'est considérablement allongée et dont les fleurs se transforment en fruits (fructification : stade IV).

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Les plantes ayant absorbé le phosphore radioactif pendant 24 heures sont récoltées et aussitôt découpées en différents fragments correspondants à leurs organes : racines, cotylédons, feuille n° 1, feuille n° 3, etc... fleurs, fruits. Nous dosons donc séparément la radioactivité de chaque organe.

Les résultats des divers dosages de radiophosphore sont rassemblés dans le Tableau I et le diagramme 2. Chaque mesure est la moyenne de trois résultats.

De l'examen de ceux-ci, il ressort clairement que pour tous les organes qui ont pu être analysés aux quatre moments considérés, l'absorption du 32 P. est maximum au 26^{me} jour de la vie de la plante, quel que soit l'âge propre de l'organe.

Examinons par exemple, le cas des feuilles n° 3 et n° 5.

Nous constatons que lorsque les racines de plantes âgées de 16 jours (stade I) sont plongées 24 heures dans une solution additionnée de radiophosphore, la feuille n° 3, qui est juvénile à ce stade, montre une radioactivité de 1198 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec. La même expérience réalisée 10 jours plus tard, lorsque la plante est en boutons (stade II) et que la feuille n° 3 est devenue presque adulte, montre pour cet organe une

TABLEAU I

Quantités de phosphore radioactif absorbées par les différents organes 24 heures après l'addition de ^{32}P. à la solution

Organes	Quantités de phosphore radio-actif en impulsions/minute/100 mgr de poids sec.			
	Au stade I de la plante (16 jours)	Au stade II de la plante (26 jours)	Au stade III de la plante (36 jours)	Au stade IV de la plante (46 jours)
Cotylédons	314	506	63	25
Feuille 1	588	803	244	35
Feuille 3	1198	1324	297	65
Feuille 5	—	1714	470	83
Feuille 7	—	—	528	107
Feuille 9	—	—	—	124
Fleurs fanées (ovaires non fécondés)	—	—	—	18
Fleurs fécondées (fruits)	—	—	—	119
Fleurs épanouies	—	—	328	64
Racines	1892	3375	1310	1370

radioactivité accrue par rapport à celle présentée au 16me jour : 1324 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec. *C'est donc à l'état adulte que la feuille n° 3 absorbe le plus le phosphore-^{32}P.*

Tandis que la feuille n° 5 qui au 26me jour est juvénile (comme la feuille n° 3 au 16me jour) montre un maximum d'absorption : 1714 impulsions par minute par 100 mgr de matière sèche.

Au stade III soit après 36 jours de culture, alors que la plante commence à fleurir, la feuille n° 5 est devenue adulte et elle absorbe beaucoup moins : 470 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec. *C'est à l'état juvénile que la feuille n° 5 absorbe le plus le ^{32}P.*

Il semble donc bien que ce soit *l'étape physiologique atteinte par la plante au 26me jour qui règle la vitesse d'absorption du ^{32}P. dans les organes.* Les analyses faites le 36me jour montrent qu'une feuille juvénile à ce stade (la feuille n° 7) absorbe bien moins que les feuilles d'âge semblable des stades précédents. Il en est de même pour les feuilles adultes.

L'accumulation du phosphore radioactif dans les organes ralentit considérablement au moment où les fleurs commencent

Diagramme 1

Variations dans le temps de la coloration bleue

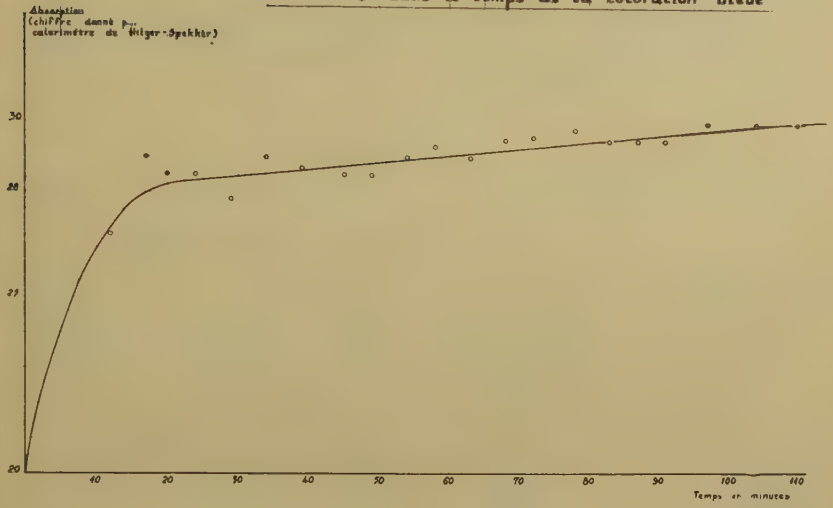
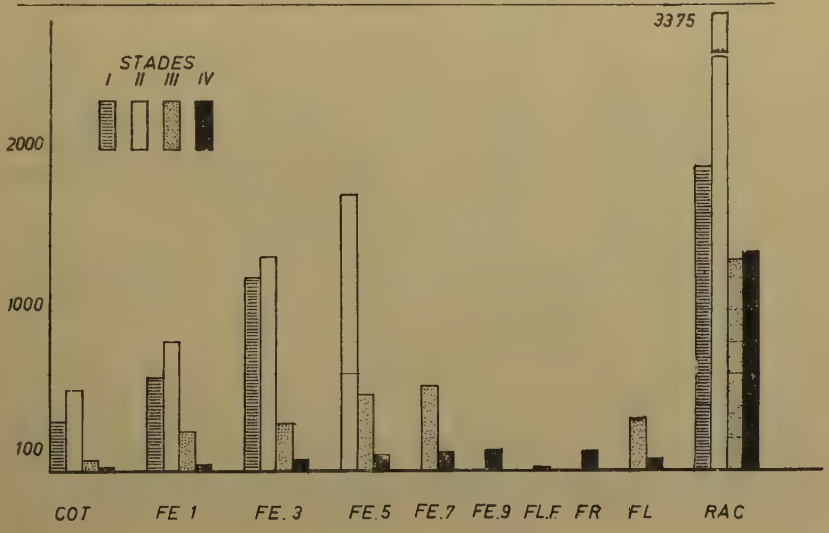


DIAGRAMME 2

QUANTITES de PHOSPHORE RADIOACTIF ABSORBEES après 24 H
en impulsions par minute par 100 mgr de poids sec



à l'ouvrir. Ce ralentissement devient encore plus sensible 10 jours plus tard (stade IV) lorsque les premiers fruits commencent à se former.

Il existe réellement une différence quantitative de fonctionnement des organes au cours du développement de la plante.

TABLEAU II

Activités spécifiques

Organes	A. S. en impulsions/minute/mgr de P_2O_5 total			
	Au stade I de la plante (16 jours)	Au stade II de la plante (26 jours)	Au stade III de la plante (36 jours)	Au stade IV de la plante (46 jours)
Cotylédons	349	1687	79	28
Feuille 1	840	2677	163	35
Feuille 3	1089	3310	270	81
Feuille 5	—	2143	392	91
Feuille 7	—	—	480	118
Feuille 9	—	—	—	124
Fleurs fanées (ovaires non fécondés)	—	—	—	20
Fleurs fécondées (fruits)	—	—	—	131
Fleurs épanouies	—	—	193	71
Racines	1720	4219	1638	1142

Pour n'importe que organe, la radioactivité par 100 mgr de matière sèche sera toujours maximale au 26^{me} jour (au moment de l'apparition des boutons), elle sera toujours plus faible au 36^{me} et au 46^{me} jours (ouverture des fleurs, croissance de la hampe florale et fructification) qu'aux stades précédents.

Nous sommes ainsi amenés à penser qu'il se produit un changement dans les caractères du métabolisme du phosphore au fur et à mesure que la plante vieillit. Le phosphore se renouvelle différemment aux différents stades considérés.

L'intensité du renouvellement du phosphore se calcule en divisant les valeurs précédentes de radioactivités par les valeurs correspondantes de phosphore total. On obtient ainsi le pourcentage de phosphore radioactif dans le phosphore normal. C'est ce que l'on appelle « l'activité spécifique » (A. S.) de l'organe.

Les valeurs d'A. S. sont rassemblées dans le tableau II. Elles indiquent avec plus de certitude encore, que c'est au 26me jour, c'est-à-dire quand les ébauches florales apparaissent (stade II) que le renouvellement du phosphore est le plus rapide dans tous les organes. Le renouvellement du phosphore est ensuite moins actif dans la période d'épanouissement des fleurs et surtout lorsque les fruits commencent à se constituer.

L'intensité de l'absorption et de l'accumulation du phosphore dans les organes dépend avant tout de l'état de développement atteint par le végétal.

Secondairement d'autres facteurs influencent la répartition du phosphore et notamment l'âge propre des organes étudiés. A chaque stade, les feuilles jeunes accumulent davantage le radiophosphore que les feuilles adultes (Tableau III).

Le métabolisme du phosphore se modifie donc aussi avec l'âge des organes.

Enfin une troisième constatation s'impose : *la nature même de l'organe conditionne l'intensité de l'absorption et de la translocation du phosphore.*

TABLEAU III

Organes les plus actifs d'après la quantité de phosphore radioactif absorbée en 24 heures (résultats exprimés en impulsions par minute par 100 mgr de poids sec.) *

Au stade I de la plante (16 jours)	Au stade II de la plante (26 jours)	Au stade III de la plante (36 jours)	Au stade IV de la plante (46 jours)
1. Racines 1892	Racines 3375	Racines 1310	Racines 1370
2. Feuille 3 1198	Feuille 5 1714	Feuille 7 528	Feuille 9 124
3. Feuille 1 588	Feuille 3 1324	Feuille 5 470	Fleurs fécondées (fruits) 119
4. Cotylédons 314	Feuille 1 803	Fleurs 328	Feuille 7 107
5.	Cotylédons 506	Feuille 3 297	Feuille 5 83
6.		Feuille 1 244	Feuille 3 65
7.		Cotylédons 63	Fleurs épanouies 64
8.			Feuille 1 35
9.			Cotylédons 25
10.			Fleurs fanées (ovaires non fécondés) 18
11.			

(*) Dans un prochain article, nous exprimerons les chiffres de ce tableau par mgr de P_2O_5 total.

Les racines (Tableau III) possèdent, à un stade donné du développement, une radioactivité toujours supérieure à celle de n'importe quel autre organe (feuilles, fleurs, etc.) Les cotylédons sont toujours les organes les moins métaboliques au point de vue du renouvellement de leur contenu en phosphore. De leur côté, les fleurs épanouies ne sont pas non plus très actives (tableau III, stades III et IV). Cependant la fécondation intensifie le renouvellement du phosphore dans les fruits tandis que les fleurs fanées ne reçoivent pratiquement plus de phosphore radio-actif.

Résumé

L'étude de l'absorption et de la répartition du phosphore chez *Sinapis alba L.* montre que :

1. Le type de renouvellement du contenu en phosphore dans un organe dépend avant tout du stade de développement atteint par la plante; c'est au stade de préfloraison (apparition des boutons floraux) que l'accumulation de ^{32}P. dans les divers organes est le plus rapide.

2. Le phosphore se renouvelle plus vite dans les organes jeunes que dans les organes adultes, à n'importe quel stade du développement.

3. L'accumulation du radiophosphore varie avec la nature de l'organe. Les racines accumulent plus que les feuilles. C'est dans les cotylédons qu'on trouve à chaque stade les plus faibles radioactivités.

Nous remercions M. le Professeur Gueben et M. Govaerts qui nous ont si aimablement accueillis dans leur laboratoire de Physique Nucléaire ainsi que M. le Professeur Van den Hende de l'Institut Agronomique de Gand qui nous a mis au courant des techniques chimiques que nous avons utilisées.

Nous remercions aussi le Professeur R. Bouillenne et M^me^ M. Bouillenne-Walrand qui nous ont conseillé et aidé dans la réalisation de notre travail.

Institut de Botanique
de l'Université de Liège,
Laboratoire de Physiologie Végétale
et Centre de Recherches des Hormones Végétales
(IRSIA).

BIBLIOGRAPHIE

ARNON, D. I. et HOOGLAND, D. R. : Composition of the tomato plant as influenced by nutrient supply, in relation to fruiting. *Bot. Gaz.* **104** : 576-590, 1943.

BIDDULPH, O. : Absorption and Movement of Radiophosphorus in Bean Seedlings. *Plant Physiol.* **15** : 131-136, 1910.

BRONCHART, R. : Recherches sur le dosage des Auxines.

I — Extraction, Purification et Dosage de l'acide 3-indolacétique. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, **26** : n° 4, 1957.

II — Etude de l'évolution de la teneur en acide 3-indolacétique libre et lié, au cours du développement de Sinapis alba. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, **26** : n° 5, 1957.

COCHRAN, H. L. et OLSON, L. C. : Uptake of nutrients by the perfection pimiento plant under field conditions and its relation to fertilizer practices in Georgia. *Georgia Agr. Exp. Sta. Bull.* **208**, 1941.

DASTUR, R. H. et AHAD, A. : Studies on the periodic partial failures of Punjab-American cotton in the Punjab.III. The uptake and distribution of minerals in the cotton plant. *Indian Jour. Agri. Sci.* **11** : 279-300, 1941.

HESTER, J. B. : The absorption of nutrients by tomato plant at different stages of growth. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **36** : 720-722, 1938.

HOMES, H. V., ANSIAUX, J. R. et VAN SCHOOR, G. : *Aquiculture*, Bruxelles, 1953.

MEDERSKI, H. J. : Relation of varying phosphorus supply to dry matter production and to N and P partition during the development of the soybean plant. *Ohio State Univ. Abstracts of Doctoral Dissertations*, **64**, 1953.

MENGDEHL, H. : Die Bestimmung von Pyro und Metaphosphate, sowie von Phosphit und Hypophosphit in Pflanzenmaterial, *Planta* **19** : 154-169, 1933.

OLSON, L. C. et BLEDSOE, R. P. : The chemical composition of the cotton plant and the uptake of nutrients at different stages of growth. *Georgia Agr. Exp. Sta. Bull.* **222**, 1942.

POPP : Méthode de Sheel. *Bodenkunde u. Pflanzenernährung*, **4**, 19. 1937.

PREVOT, P. : Croissance, Développement et Nutrition minérale de l'Arachide. I. R. H. O. Soc. d'éditions techniques coloniales. Paris, 1949.

RABIDEAU, G. S., WHALEY, W. G. et HEIMSCH, C. : The absorption and distribution of radioactive phosphorus in two maize inbreds and their hybrid. *Amer. Jour. Bot.* **37** : 93-100, 1950.

RUSSEL, R. S. et MARTIN, R. P. : Studies with radioactive tracers in plant nutrition. *Jour. Exp. Bot.* **1** : 133-158, 1950 et **5** : 91-109, 1954.

SAYRE, J. D. : Mineral accumulation in Corn. *Plant Physiol.* **23** : 267-281, 1948.

TSAO, T. H., RABIDEAU, G. S. et WHALEY, W. G. : The phosphorus uptake of Andropogon ischaemum L. at various stages of Development. *Plant Physiol.* 25 : 653-665, 1950.

31726 Centerick

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 27e année, n0 3-4, 1958, pp. 93-103

LES VARIATIONS DE L'ABSORPTION ET DE LA DISTRIBUTION DU PHOSPHORE CHEZ *SINAPIS ALBA L.* ÉTUDIÉES PAR LA MÉTHODE DU PHOSPHORE RADIOACTIF (*)

II. Les fluctuations journalières

par G. Bernier
Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège

Résumé

Le renouvellement du phosphore dans les organes de *Sinapis alba L.*, étudié par la méthode du ^{32}P, se fait surtout à certaines heures de la journée : dans la matinée, de deux heures du matin jusqu'à midi. Ce renouvellement se ralentit considérablement par la suite, c'est-à-dire, pendant l'après-midi, la soirée et la nuit jusqu'à deux heures.

Cette variation journalière se retrouve à tous les stades du développement étudiés.

Suivant un rythme journalier, les plantes manifestent une activité intense pendant certaines heures bien déterminées tandis qu'à d'autres heures leur fonctionnement se ralentit considérablement. L'observation de ce phénomène n'est pas récente. Déjà au siècle passé, Hofmeister (1862) avait remarqué que la pression des racines était soumise à des variations journalières. Unger (1862), Anders (1878) et Marcano (1884) montraient qu'il en était de même pour la transpiration. Des auteurs contemporains (Grossenbacher, 1938; Montermoso et Davis, 1942) ont retrouvé ces fluctuations dans des milieux constants et ont montré qu'elles intéressent aussi la teneur en glucides des tissus (divers auteurs notamment Bünning, 1951), la teneur en chlorophylle des feuilles (Sironval, 1956), la teneur en auxine (Becker, 1953) etc...

(*) Présenté par R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand.

Récemment, HANSON et BIDDULPH (1953) ont découvert, chez le Haricot, grâce au phosphore radioactif, des variations journalières dans l'absorption et la translocation du phosphore. Ils trouvent qu'un maximum de phosphore radioactif est transloqué des racines vers les parties vertes à midi tandis qu'à minuit la translocation est minimum.

Nous avons cherché, par la même méthode des indicateurs radioactifs (^{32}P) et en milieu strictement conditionné du Phytotron de l'Université de Liège et de l'I. R. S. I. A., à savoir si ces variations journalières se retrouvaient chez *Sinapis alba L.* et si ce phénomène se présentait durant toute la vie de la plante ou s'il correspondait à certains stades du développement.

La méthode de culture, par aquiculture, ainsi que les techniques de dosage du phosphore radioactif et de phosphore total ont été exposées dans un article précédent (BERNIER, 1957).

Rappelons que le phosphore radioactif est ajouté à la solution nutritive à 9 heures du matin et que cette solution baigne continuellement les racines pendant 24 heures. Des récoltes de plantes ont lieu à divers moments de la journée et de la nuit :

à midi, soit 3 heures après le début de l'expérience;
à 16 h., soit 7 heures après le début de l'expérience;
à minuit, soit 15 heures après le début de l'expérience;
à 2 h. du matin, soit 17 heures après le début de l'expérience;
à 8 h. du matin, soit 23 heures après le début de l'expérience;
à 9 h. du matin, soit 24 heures après le début de l'expérience.

La dose de phosphore radioactif mise en expérience est de 8 μc/litre de solution nutritive.

Le végétal, *Sinapis alba L.* est cultivé dans le milieu strictement conditionné du Phytotron de Liège (20° C et 80 % d'humidité). Les 16 heures de lumière journalière sont données de 4 heures du matin à 20 heures.

Ainsi que nous l'avons dit, l'activité des cendres est mesurée par un compteur Geiger-Muller (SCALER, type P. N. 123/c M.B.L.E.; fenêtre de mica de 1,5 à 2,5 mgr/cm² d'épaisseur). La durée de chaque mesure est de 10 minutes. Le résultat est exprimé en nombre d'impulsions par minute. De ce chiffre, nous soustrayons le « Background »; l'activité de la nacelle en porcelaine et l'activité d'une égale quantité de cendres non traitées. Nous tenons compte

également de la période morte du compteur, par une correction appropriée.

Le dosage du ^{32}P est *toujours* réalisé deux jours après la récolte des plantes de façon à uniformiser nos échantillons (dans tous les échantillons, la décroissance de l'isotope est la même et on peut la négliger). Notons enfin que dans le but d'éliminer la solution nutritive qui adhère aux racines, ces dernières sont lavées pendant 30 secondes à l'eau courante.

Rappelons que dans notre précédent article, nous avons montré que les organes d'une plante absorbent différemment les uns des autres. Dans le tableau I (tiré du tableau III de cet article), nous calculons les impulsions par minute et par mgr de P_2O_5 dosé dans divers organes.

TABLEAU I

Organes les plus actifs d'après la quantité de phosphore radioactif absorbée en 24 heures (Résultats exprimés en impulsions par minute par mgr de P_2O_5)

	Au stade I de la plante (16 jours)	Au stade II de la plante (26 jours)	Au stade III de la plante (36 jours)	Au stade IV de la plante (46 jours)
1.	Racines 1720	Racines 4219	Racines 1638	Racines 1142
2.	Feuille 3 1089	Feuille 3 3310	Feuille 7 480	Fleurs fécondées (fruits) 131
3.	Feuille 1 840	Feuille 1 2677	Feuille 5 392	Feuille 9 124
4.	Cotylédons 349	Feuille 5 2143	Feuille 3 270	Feuille 7 118
5.		Cotylédons 1687	Fleurs épanouies 193	Feuille 5 91
6.			Feuille 1 163	Fleurs épanouies 71
7.			Cotylédons 79	Feuille 1 35
8.				Cotylédons 28
9.				Fleurs fanées (ovaires non
10.				fécondés) 20

Les résultats des dosages de phosphore radioactif en fonction du moment de la journée (Tableaux II, III et IV) montrent que pendant un cycle de 24 heures, l'accumulation du phosphore par les

différents organes étudiés, aussi bien au 16me, qu'au 26me et qu'au 36me jour, se ralentit à certains moments tandis qu'elle s'accélère à d'autres.

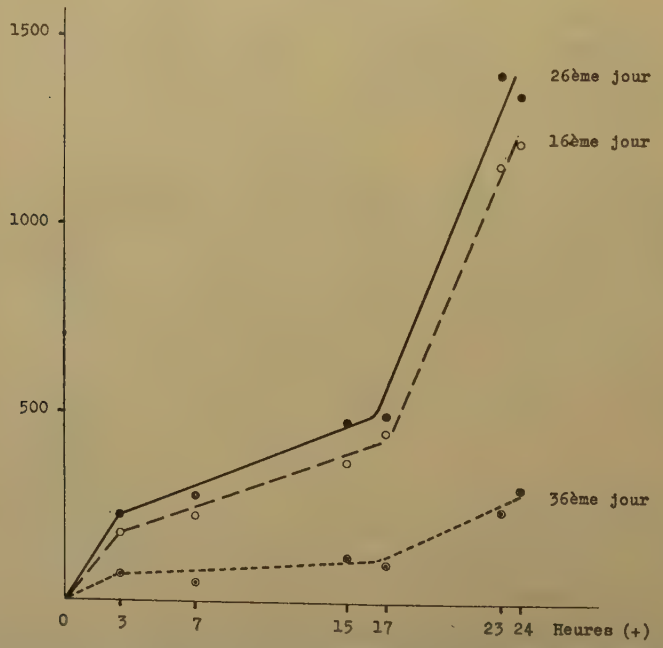
Dans le cas des cotylédons portés par des plantes de 16 jours après 3 heures de traitement (soit à midi), la radioactivité, nulle au départ, passe à 76 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec cotylédonnaire. Durant ces 3 heures, l'augmentation par heure est donc de 25 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec.

A 2 heures du matin (après 17 heures de traitement), la radioactivité est de 99 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec ce qui correspond à une augmentation d'un peu plus de 1 impulsion par minute par 100 mgr de poids sec par heure. Cette dernière valeur est nettement plus faible que la précédente.

DIAGRAMME I

Quantités de Phosphore radioactif absorbées par la feuille n° 3 à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Quantités de ^{32}P en imp./min./100 mgr de poids sec.



(*) Nombre d'heures après le début de l'expérience commencée à 9 heures du matin.

TABLEAU II

Quantités de Phosphore radioactif absorbées par les cotylédons et la feuille 1 à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début de l'expérience	Quantités de ^{32}P en impulsions/minute/100 mgr de poids sec					
	Cotylédons			Feuille 1		
	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	76	144	28	130	218	49
7	73	152	24	152	225	29
15	113	186	42	240	196	70
17	99	191	38	217	243	94
23	217	405	50	455	678	248
24	314	506	63	588	803	244

TABLEAU III

Quantités de phosphore radioactif absorbées par la feuille 3 et les racines à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début de l'expérience	Quantités de ^{32}P en impulsions/minute/100 mgr de poids sec					
	Feuille 3			Racines		
	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	182	230	71	763	984	667
7	225	280	55	830	1575	772
15	365	474	118	1208	1902	645
17	440	488	101	1140	1971	859
23	1142	1380	240	1787	3283	1453
24	1198	1324	297	1892	3375	1310

TABLEAU IV

Quantités de phosphore radioactif absorbées par les feuilles 5 et 7 et les fleurs à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début de l'expérience	Quantités de ^{32}P en impulsions par minute, par 100 mgr de poids sec			
	Feuille 5		Feuille 7	Fleurs
	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	245	67	91	29
7	291	73	85	34
15	455	105	238	97
17	517	148	240	131
23	1411	412	476	233
24	1714	470	528	328

Après 2 heures, le renouvellement du phosphore dans les cotylédons reprend avec à peu près la même intensité que celle qui caractérise la période allant de 9 heures à midi : 31 impulsions par minute par 100 mgr de poids sec et par heure.

On pourrait penser que le ralentissement observé dans l'absorption du ^{32}P de midi à 2 heures du matin est la conséquence de l'utilisation du radiophosphore par d'autres organes. Cependant, nous retrouvons ce ralentissement dans toutes les parties du végétal : racines, feuilles, fleurs (seule la tige n'a pas été analysée). On peut donc considérer que cette variation est générale et concerne la plante entière.

De plus, ce phénomène se produit aux trois stades du développement de la plante auxquels nous l'avons analysée (voir diagramme I).

Les valeurs d'activité spécifique (Tableaux V, VI et VII) confirment de façon indiscutable les résultats précédents.

Au cours de ces mesures, nous avons pu mettre en évidence que le renouvellement du phosphore ne se produit pas d'une façon constante au cours d'un cycle journalier complet : nous avons affaire à ce que BÜNNING appelle un rythme endogène.

TABLEAU V

Activités spécifiques des cotylédons et de la feuille 1 à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début de l'expérience	A.S. en impulsions/minute/100 mgr de P_2O_5					
	Cotylédons			Feuille 1		
	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	95	360	31	186	545	41
7	104	380	30	190	562	29
15	126	372	42	267	653	50
17	124	382	47	271	586	72
23	271	1012	63	650	2260	165
24	349	1687	79	840	2677	163

TABLEAU VI

Activités spécifiques de la feuille 3 et des racines à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début de l'expérience	A.S. en impulsions/minute/100 mgr de P_2O_5					
	Feuille 3			Racines		
	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade I de la plante (16 jours)	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	165	767	59	694	1093	741
7	188	933	55	755	1969	857
15	304	1185	98	1007	2378	921
17	338	1220	92	1036	2464	1074
23	1038	2760	240	1489	4104	1614
24	1089	3310	270	1720	4219	1638

Nos observations confirment donc celles de HANSON et BIDDULPH (*).

Nous montrons de plus qu'elles ne sont pas caractéristiques d'un stade particulier du développement mais se retrouvent pendant toute la vie de la plante.

Les variations dans l'absorption du phosphore que nous avons décrites, dans un article précédent (BERNIER, 1957), en fonction des stades du développement du végétal, sont en fait la résultante de ces variations journalières dont l'ampleur varie au cours du développement.

TABLEAU VII

Activités spécifiques des feuilles 5 et 7 et des fleurs à des temps variables après l'addition de ^{32}P à la solution

Nombre d'heures après le début du traitement	A. S. en impulsions/minute/mgr de P_2O_5			
	Feuille 5		Feuille 7	Fleurs
	au stade II de la plante (26 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade III de la plante (36 jours)	au stade III de la plante (36 jours)
3	350	61	83	19
7	364	73	85	21
15	570	88	182	57
17	574	123	185	73
23	1764	375	433	146
24	2143	392	480	193

Institut de Botanique de
L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Physiologie végétale et
Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I. R. S. I. A.)

(*) Remarquons cependant que chez ces auteurs l'absorption et la translocation du phosphore ont surtout lieu de 6 heures du matin à 18 heures.

ANDERS, J. : On the transpiration of plants. *Amer. Nat. 12*, 160, 1878.

BECKER, T. : Wuchsstoff und Saürenschwankungen bei Kalanchoë Blossfeldiana in verschiedenen Licht Dunkelwechseln. *Planta. 43*, 1-24, 1953.

BERNIER, G. : Les variations de l'absorption et de la distribution du Phosphore chez *Sinapis alba L.* étudiées par la méthode du phosphore radioactif. I. Les variations au cours du développement du végétal (en voie de publication).

BÜNNING, E. : Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. 3me ed., Springer, Berlin.

BÜNNING, E. : Der Tagesperiodische Verlauf der Substanzproduktion und speziehl der Zellulose-synthese in Beziehung zur photoperiodischen Reactionsweise. *Planta. 39*, 460, 1951.

GROSSENBACHER, K. A. : Diurnal fluctuation in root pressure. *Plant Physiol. 13* : 669-676, 1938.

HANSON, J. B. et BIDDULPH, O. : The diurnal variation in the translocation of minerals across bean roots. *Plant Physiol. 28* : 356-370, 1953.

HOFMEISTER, W. : Uber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säften lebender Pflanzen. *Flora 45* : 97-108, 1862.

MARCANO, V. : Recherches sur la transpiration des végétaux sous les tropiques. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris, 99* : 53-55, 1884.

SIRONVAL, C. : La photopériode et la sexualisation du Fraisier des Quatre-Saisons à fruits rouges (métabolisme chlorophyllien et hormone florigène). I. R. S. I. A. *Comptes rendus de recherches, 18*, 1957.

UNGER, F. : Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien. 44* : 181, 1862.

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du samedi 5 octobre 1957

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Évolution quantitative de l'acide β indol-acétique chez Hyosciamus niger, en rapport avec la sexualisation et la floraison,

par Marcelle GILSON.
Assistante à l'Institut Botanique de l'Université de Liège.

Summary. — Studies on the metabolism of β indolyl-acetic acid, occuring naturally in the leaves during the growth and development of *Hyoscyamus niger*, grown in 16 and 8 hours days in the constant climatic conditions of the Phytotron at Liège, have shown that :

(1) The evolution of the IAA content, during the first days of growth, is the same whether the plants are in long days where they will flower, or in short days where they will not.

However it is during this period that the plants, put in long days, begin to pass from the vegative to the sexual state. This has been shown by the method of transfer. The evolution of the content of free and bound IAA gives no distinction between the sexuated and non-sexuated plants.

(2) After the period of the sexualisation of the plants in long days, the metabolism of IAA shows fluctuations which coincide with the growth of the flowering stalk, the emergence of the flowers and the formation of the fruits, as has already been shown by R. Bronchart with *Sinapis alba.*

With the plants in short days the evolution of IAA does not undergo any fluctuations, but increases continuously in the leaves for many weeks.

This divergence in auxin metabolism appears then as a consequence of the sexualisation of the plants in 16 hours days.

Introduction.

L'acide β indol-acétique AIA a été considérablement étudié par les physiologistes depuis que Thiman l'identifia en 1935 (1) dans des cultures de *Rhizopus suinus*. Ces auteurs l'appelèrent

hétéroauxine, le nom d'auxines (1) étant réservé aux substances de croissance identifiées par Kögl et ses collaborateurs (2).

L'acide β indol-acétique provoque chez les végétaux des réactions particulièrement spectaculaires, dont la nature dépend de la dose appliquée et qui va du γ au gramme par kilo de matériel frais expérimenté. Plus particulièrement, les concentrations pharmacodynamiques de 10 à 100 mgr par litre provoquent des phénomènes mitotiques et organogénétiques qui ont entraîné certains auteurs à conclure que « in situ », c'est-à-dire, dans le fonctionnement physiologique normal de la plante, l'hétéroauxine est le porteur de corrélations : accroissement ou inhibition des bourgeons, genèse et différenciation radiculaire, etc...

Les travaux de R. Bouillenne, M. Bouillenne-Walrand et de leurs collaborateurs ont démontré, ainsi que les recherches d'autres auteurs, que les auxines ne sont pas le facteur rhizogène spécifique (3) et cette opinion se généralise après de sévères controverses.

Dans la littérature, très récente, il est un nouveau point en discussion au sujet du rôle des auxines dans la floraison.

Certains admettent qu'il existe une hormone de floraison, ainsi que Sachs l'avait déclaré il y a plus d'un siècle en postulant l'existence de substances spécifiques, formatrices d'organes et particulièrement des fleurs. Divers auteurs sont d'accord pour reconnaître que cette hormone florigène est différente des auxines.

Mais tout récemment, d'aucuns Galston, 1954 (4) — Livermann, 1955 (5), Lang, 1954 (6, 7) affirment que le niveau d'AIA contrôle la floraison des végétaux.

D'après ceux-ci, la synthèse de l'hormone florigène aurait lieu pour une *certaine concentration d'auxine* dans les tissus, concentration caractéristique de l'espèce végétale envisagée. C'est d'ailleurs elle qui différencierait photopériodiquement les plantes de jours courts et de jours longs.

(1) Depuis 1945, les auxines *a* et *b* n'ont plus été retrouvées dans les extraits végétaux si bien que l'hétéroauxine apparaît aujourd'hui comme la substance de croissance-type chez les végétaux supérieurs et l'on a tendance à l'appeler simplement auxine.

Pour démontrer ce fait, les auteurs ont recours à un artifice, dont nous parlerons plus loin, qui consiste à amener préalablement les plantes juste au bord de l'induction sexuelle, et surtout, ils ont employé les auxines en dose massive, pharmacodynamique.

Même, certains auteurs utilisent sous le vocable de « auxine-like substances » des corps de synthèse comme l'acide naphtalène acétique, le 2-4 D., l'acide triiodobenzoïque qui ne sont pas des produits de la biochimie végétale.

Les concentrations biologiques d'auxine sont de l'ordre du γ ; les concentrations employées par ces auteurs sont de l'ordre du mgr. Or, depuis longtemps, on sait qu'à ces fortes concentrations, les auxines sont des perturbateurs extraordinairement actifs du métabolisme de la cellule végétale (8).

Pour déceler le rôle de l'AIA dans la floraison, nous avons pensé qu'il fallait s'y prendre d'une toute autre façon. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris l'étude du métabolisme de l'AIA dans une espèce de jours longs : *Hyosciamus niger L.* amenée à deux états physiologiques bien nets :

a) lorsqu'elle fleurit, *cultivée en jours longs* ; dans ce cas, elle porte des fleurs et des fruits sur un axe élevé.

b) lorsqu'elle ne fleurit pas et ne fleurira jamais, *mise en jours courts.*

Les Fig. 1 et 2 concernent des plantes qui ont exactement le même âge.

La solution du problème est donc d'une grande importance à l'heure actuelle : *il s'agit de savoir si le métabolisme de l'auxine est différent chez les plantes qui fleurissent et chez celles qui ne fleurissent pas.*

* * *

Pour arriver à la floraison, les plantes de 16 heures ont dû passer par diverses étapes successives. Nous avons, préalablement aux opérations de dosage, déterminé par l'étude morphologique et la méthode des transferts, les étapes de la vie d'*Hyosciamus niger*, cultivé dans les chambres conditionnées du Phytotron, en lumière artificielle. Cette méthode des transferts permet

de délimiter, de manière assez précise, la période de sexualisation.

La voici brièvement :

Fig. 1. — *Hyosciamus niger :* âgé de 100 jours cultivé en 16 h. de jour.

Toutes les conditions du milieu sont identiques dans les cultures, sauf la durée de l'éclairement (lumière artificielle), pour les plantes mises en 16 heures (Fig. 1) et, pour celles mises en 8 heures (Fig. 2).

TABLEAU I. — Détermination du passage à l'état sexué.

Transferts de 16 h. en 8 h.	Age physiologique des plantes lors du transfert	Résultats	
		restent végétatives en 8 h.	deviennent sexuées en 8 h.
nombre de plantes 8	4me feuille apparaît soit le 31me jour	8	—
8	5me feuille apparaît soit le 34me jour	8	—
8	6me feuille apparaît soit le 37me jour	4	4
8	7me feuille apparaît *soit le* 40me *jour*	2	6
8	8me feuille apparaît soit le 43me jour	—	8

FIG. 2. — *Hyosciamus niger :* âgé de 100 jours cultivé en 8 h. de jour.

De jeunes plantes de 16 heures, de divers âges, sont mises en 8 heures. Celles qui, au moment du transfert avaient déjà atteint l'étape de sexualisation, manifestent ultérieurement les signes extérieurs de la floraison : montée de l'axe central, ébauche de boutons floraux.

Le tableau I nous permet de voir que dès le 40me jour, la plupart des plantes entrent dans la période de sexualisation.

Les diverses étapes du développement d'*Hyosciamus niger* se succèdent de cette façon : (voir Photo, Fig. 3)

Jusqu'au 40me jour, *Hyosciamus niger* reste végétatif.

Du 40me au 60me jour a lieu l'induction florale.

Du 60me au 80me jour la plante sexuée organise ses boutons floraux.

Du 80me au 140me jour, elle fleurit et fructifie.

Technique utilisée pour la séparation, l'identification et le dosage de l'acide β indol-acétique.

L'étude du métabolisme auxinique n'est pas aisée. D'abord, ces substances sont relativement fragiles. Ensuite, il faut les séparer d'autres substances antagonistes ou inhibiteurs de croissance.

Il faut distinguer aussi l'A.I.A. des autres composés indol intermédiaires, qui agissent également sur l'élongation cellulaire, tels l'acide indol-pyruvique, l'acétaldéhyde indolique, le tryptophane.

En 1956, R. Bronchart (9) mit au point une technique, permettant de doser isolément l'AIA, technique qui donne d'excellents résultats. Cette méthode est d'ailleurs à l'heure actuelle la seule qui soit entièrement satisfaisante. Nous l'avons utilisée.

Nous avons fait nos analyses sur 3 séries de cultures, dans les feuilles, choisies de façon à réaliser des dosages dans chacune des étapes du développement des plantes cultivées en 16 heures.

Les feuilles du même ordre ont été analysées chez les plantes de 8 heures.

L'acide β indol-acétique a été étudié sous ses 3 formes : totale, libre et liée. On sait que la forme libre est la forme circulante, donc active. Lié à une protéine, encore inconnue, il constitue la forme de réserve.

Nous avons prélevé les feuilles jeunes, adultes, vieilles, c'est-à-dire à 3 âges physiologiques différents, bien définis. Les résultats qui vont être exposés sont obtenus sur des cultures faites

Photo R. Sauveur.

Fig. 3. — Plantes âgées de 100 jours, transférées de 16 h. en 8 h. respectivement (de gauche à droite) aux 37me, 40me, 46me, 52me jours. La première et la deuxième restent végétatives ; la troisième et la quatrième fleurissent (la 3me à raison de 6 plantes sur 8, la 4me à raison de 8 plantes sur 8) ; la 5me n'a jamais été transférée.

dans les chambres conditionnées du Phytotron en lumière artificielle de Phytor III (1) et sous des conditions climatiques constantes (soit à une température de 20° C et à 80% d'humidité).

On trouvera dans une publication ultérieure les résultats, d'ailleurs fort comparables, obtenus à partir de cultures réalisées dans la serre du Phytotron, donc à la lumière du jour.

Résultats expérimentaux.

Les dosages de l'acide β indol-acétique total donnent des chiffres remarquables. Ils ont été obtenus sur des feuilles bien déterminées et non sur un ensemble complexe de feuilles.

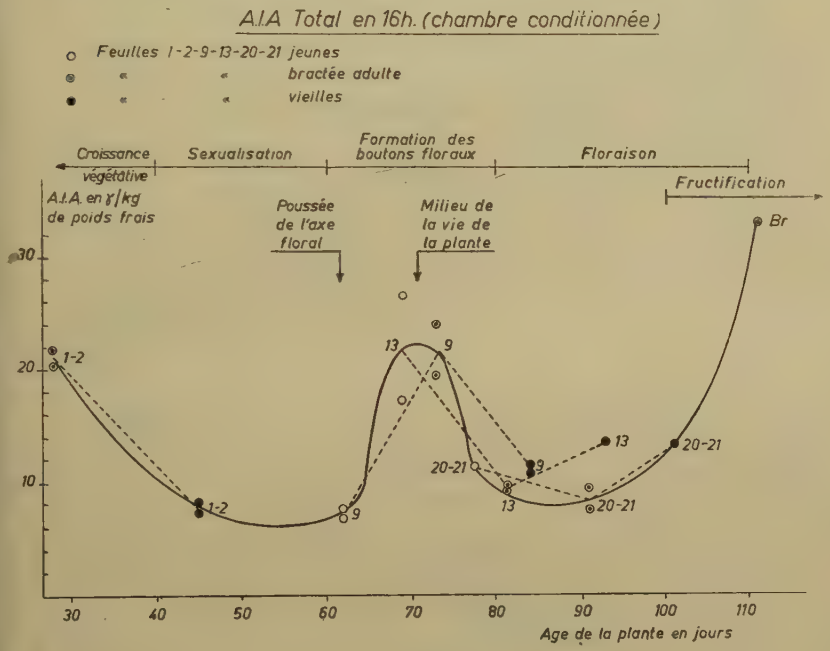


Fig. 4.

1) Le métabolisme auxinique total des feuilles de plantes cultivées en jours longs varie non seulement avec la feuille considérée (voir tableau II), mais avec l'âge de celle-ci. C'est ainsi,

(1) Phytor III, lampe fluorescente dont le spectre correspond approximativement aux exigences photosynthétiques ; il fut établi à la suite des travaux du Centre de Rech. des Hormones végét. Liège.

TABLEAU II. — Résultats des dosages d'A.I.A. total en 16 heures de lumière.

Chambre conditionnée (voir Fig. 4).

Nombre de jours	28	45	62	69	73	78	81	84	91	93	101	111
N° des feuilles												
1-2	*20,4* *21,8* ad	7,2 8,1 vi										
9			7,59 6,75 je		*24* *19,4* ad			10,8 11,4				
13				*17,15* *26,45* je			9,35 9,36 ad			13,6 vi		
20-21						11,15 je			9,05 7,4 ad		13,25 13,06 vi	
Bractée												*33* ad
	Phase végétative 20me au 40me jour	Sexualisation 40me au 60me jour		Montée en tige. Formation des boutons floraux 60me au 80me jour			Ouverture des fleurs 80me au 110me jour (environ)					Fructification 110me au 140me jour

par exemple, que la feuille 9 présente un *maximum* d'auxine totale à l'*âge adulte*, tandis que la feuille 13 a *son maximum* à l'état *jeune* et son *minimum* à l'*âge adulte*.

2) Nous pouvons constater qu'en classant les résultats d'après l'âge physiologique de la plante entière, sans plus nous occuper de l'âge des feuilles, il y a 3 maxima dans les concentrations d'auxine totale, qui se rencontrent dans toutes les feuilles, présentes lors de l'analyse au même moment.

— le premier, au début de la croissance de la plante, avant le 40me jour ;

— le deuxième, aux environs du 70me jour, alors que la tige sexuée est en pleine élongation ;

— enfin, le troisième, après le 100me jour, quand se forment les premiers fruits. (voir diagramme fig. 4). C'est ainsi par exemple que, aux environs du 70me (du 69me au 80me) jour, toutes les feuilles examinées à savoir les feuilles 9, 13, 20, 21 ont leur maximum de teneur en AIA, or les unes sont adultes (9me), les autres sont jeunes (13me, 20e et 21me).

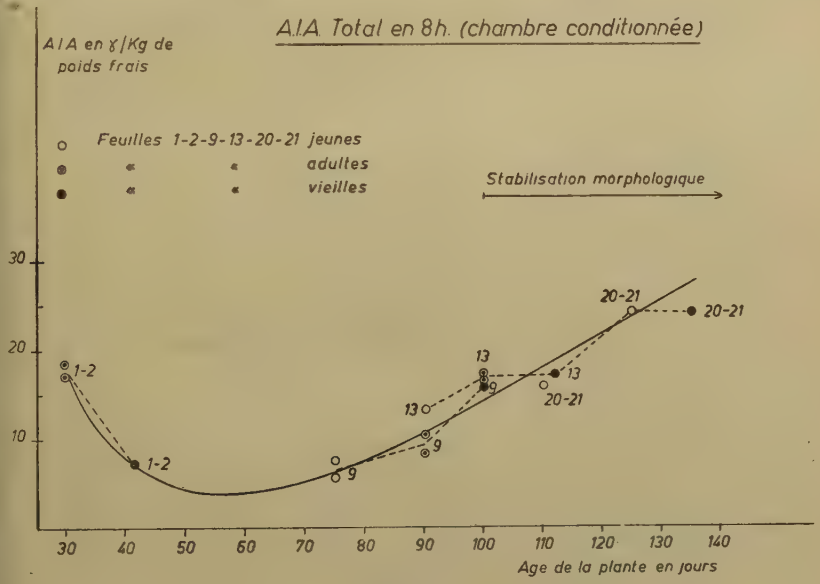


Fig. 5.

Ceci permet une première conclusion : c'est l'âge physiologique de la plante entière, c'est-à-dire son métabolisme général

TABLEAU III. — Résultats des dosages d'A.I.A. total en 8 heures de lumière.
Chambre conditionnée. (Voir Fig. 5).

Nombre de jours	30	41	75	90	100	110	112	125	135			
N° des feuilles												
1-2	18,8 17,25 ad	7,5 vi										
9			5,9 7,85 je	8,2 106, ad	*16,15* vi							
13				13,15 je	16,83 17,2 ad		*17,1* vi					
20-21						15,9 je		24,3 ad	*24,15* vi			

qui détermine le métabolisme auxinique d'*Hyosciamus Niger*.

On obtient ainsi une évolution cohérente du métabolisme de l'AIA total en 16 heures.

En 8 heures de jour, l'évolution de l'auxine totale présente un minimum, du 50me au 70me jour, période qui correspond à la sexualisation en 16 heures. Ensuite, il y a accumulation lente de l'AIA de feuille à feuille. Nous n'avons pas trouvé d'arrêt à cette accumulation (voir tableau III et diagramme fig. 5).

Les dosages d'auxine libre et liée donnent des résultats qui varient au cours du développement de la plante.

C'est ainsi qu'en 16 heures (entre le 70me et le 80me jour) lorsque l'auxine totale est à un maximum, il y a un brusque changement dans les concentrations respectives d'auxine libre et d'auxine liée. (Voir tableaux IV et V et diagrammes Fig. 6 et 7). Au 73me jour, l'auxine se trouve presque entièrement sous forme libre.

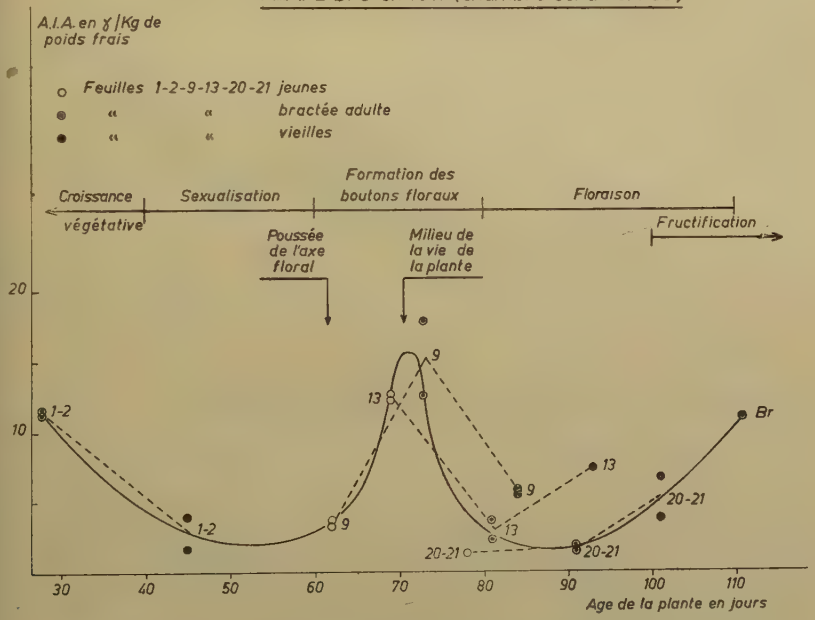


Fig. 6.

Or ce moment correspond à l'extraordinaire et rapide allongement de la plante.

Au cours de la fructification, l'auxine s'accumule surtout sous la forme liée.

Au contraire, en 8 heures, les rapports entre les dosages d'auxine libre et liée ne varient pratiquement pas, les quantités d'auxine liée étant toujours un peu plus importantes que les quantités d'auxine libre (voir tableaux VI et VII et diagrammes fig. 8 et 9).

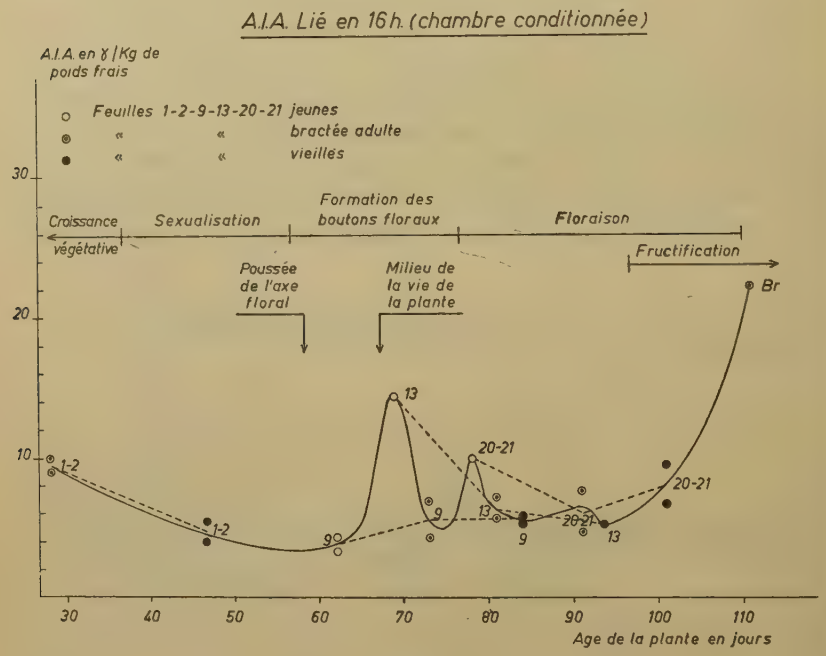


FIG. 7.

On peut tenter une interprétation de ces faits :

En 16 heures, comme en 8 heures, la diminution initiale de la teneur en auxine sous ses 3 formes, totale, libre et liée, est un fait absolument normal : les auxines sont parmi les réserves de la graine sous la forme liée. Au cours de la germination, elles se libèrent partiellement et, sous cette forme libre, sont utilisées pour les premiers actes d'allongement de la plantule.

Peu à peu, les régions méristématiques de la plante deviennent capables de synthétiser de l'auxine par elles-mêmes. C'est

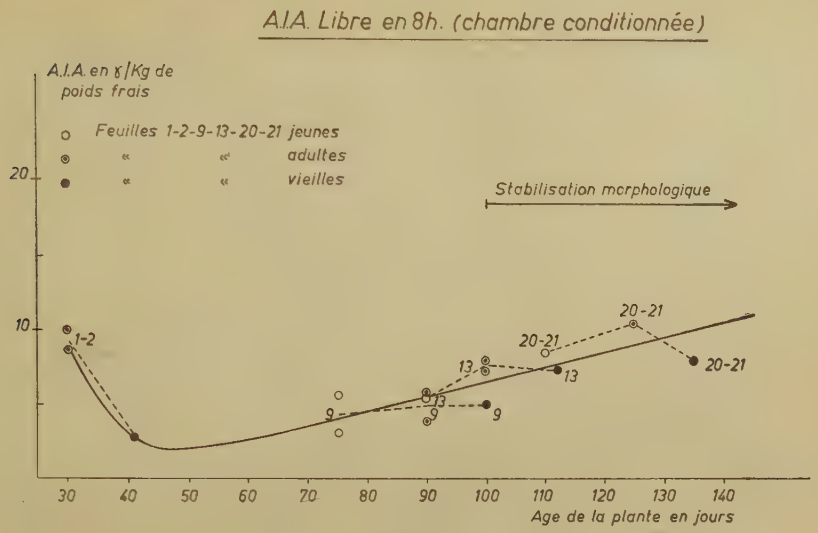

A.I.A. Libre en 8h. (chambre conditionnée)
A.I.A. en γ/Kg de poids frais
Feuilles 1-2-9-13-20-21 jeunes
« « adultes
« « vieilles
Stabilisation morphologique
20
10
1-2
20-21
13
9
30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140
Age de la plante en jours

Fig. 8.

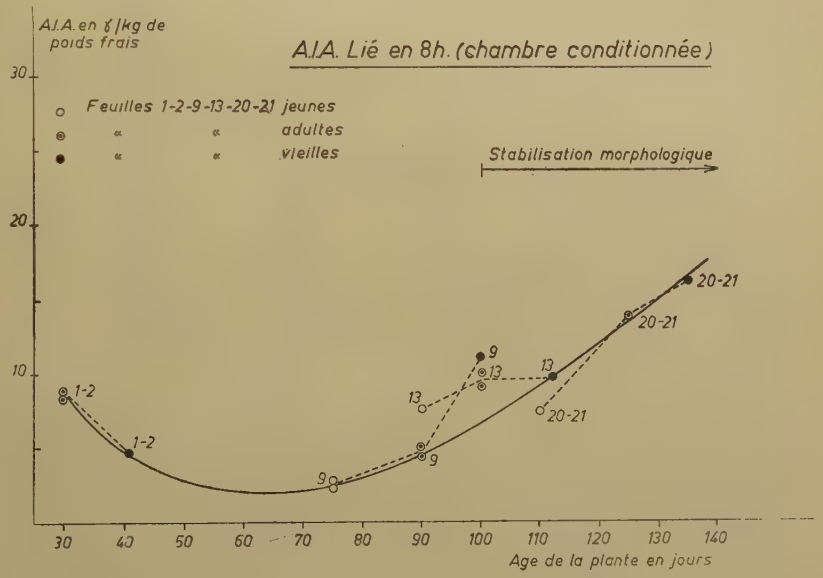

A.I.A. en γ/kg de poids frais
A.I.A. Lié en 8h. (chambre conditionnée)
30
Feuilles 1-2-9-13-20-21 jeunes
« « adultes
« « vieilles
Stabilisation morphologique
20
10
1-2
20-21
13
9
30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140
Age de la plante en jours

Fig. 9.

TABLEAU IV. — Résultats des dosages d'A.I.A. libre en 16 heures de lumière.
Chambre conditionnée. (Voir Fig. 6).

Nombre de jours	28	45	62	69	73	78	81	84	91	93	101	111
N° des feuilles 1-2	11,4 11,8 ad	4 1,75 vi										
9			3,34 3,45 je		19,8 12,5 ad			5,3 5,8 vi				
13				12,5 12,2 je			2,27 3,72 ad			7,36 vi		
20-21						1,25 je			1,45 1,7 ad		6,65 3,7 vi	
Bractée												11 ad
	Phase végétative 20me au 40me jour	Sexualisation 40me au 60me jour		Montée en tige. Formation des boutons floraux 60me au 80me jour			Ouverture des fleurs 80me au 110me jour (environ)					Fructification 110me au 140me jour

TABLEAU V. — Résultats des dosages d'A.I.A. lie en 16 heures de lumière.
Chambre conditionnée. (Voir Fig. 7).

Nombre de jours	28	45	62	69	73	78	81	84	91	93	101	111
N° des feuilles 1-2	9 *10* ad	4,1 5,45 vi										
9			4,25 3,3 je		4,2 6,9 ad			5,5 5,6 vi				
13				4,65 *14,25* je			7,08 5,64 ad			5,24 vi		
20-21						*9,9* je			7,6 5,7 ad		6,6 9,36 vi	
Bractée												22 ad
	Phase végétative 20me au 40me jour	Sexualisation 40me au 60me jour		Montée en tige. Formation des boutons floraux 60me au 80me jour			Ouverture des fleurs 80me au 110me jour (environ)					Fructification 110me au 140me jour

TABLEAU VI. — Résultats des dosages d'A.I.A. libre en 8 heures de lumière.
Chambre conditionnée. (voir Fig. 8).

Nombre de jours	30	41	75	90	100	110	112	125	135			
N° des feuilles												
1-2	10 8,63 ad	2,8 vi										
9			3,1 5,6 je	3,75 5,6 ad	4,95 vi							
13				5,5 je	7,8 7,2 ad		7,3 vi					
20-21						8,4 je		10,4 ad	7,9 vi			

TABLEAU VII. — Résultats des dosages d'A.I.A. en 8 heures de lumière.
Chambre conditionnée. (Voir Fig. 9).

Nombre de jours	30	41	75	90	100	110	112	125	135			
N° des feuilles												
1-2	8,8 8,62 ad	4,7 vi										
9			2,8 2,25 je	4,45 5,07 ad	*11,2* vi							
13				7,65 je	9,03 *10* ad		*9,8* vi					
20-21						7,5 je		13,0 ad	*16,25* vi			

ce qui explique la stabilisation momentanée du niveau d'auxine aux environs du 50me jour, aussi bien en 8 heures qu'en 16 heures, l'utilisation d'auxine égalant la production.

Jusqu'au 40me-45me jour, on ne peut pas déceler de différences valables dans le métabolisme auxinique des 2 séries de plantes. Elles se comportent d'une façon absolument parallèle. Or, à ce moment, en 16 heures, nous avons montré que la plante devient apte à fleurir.

Nous pouvons dire, qu'en jours longs, pendant la période de sexualisation, le niveau d'auxine est très bas et analogue au niveau d'auxine des plantes de 8 heures, de même âge chronologique.

Bronchart n'avait pu saisir cette étape chez *Sinapis alba* L et ses premiers dosages d'auxine s'adressaient à des plantes déjà sexuées (Sinapis est sexualisé déjà au 14me jour).

Ce n'est donc pas l'intensité du métabolisme auxinique, ni son gradient qui différencient les plantes de 8 heures, qui ne fleuriront jamais, des plantes de 16 heures, qui viennent de se sexualiser.

Ces résultats analytiques sont en opposition avec certaines hypothèses que propose la littérature actuelle sur ce sujet.

— Celle de Livermann qui, en 1952, suppose que les plantes de jours longs, mises en jours courts, ont trop peu d'auxine pour se sexualiser.

Celle de Galston, en 1954. Celui-ci propose un schéma du métabolisme auxinique, qui implique des différences dans les concentrations d'auxine des plantes de jours courts et de jours longs, au moment de la sexualisation.

Suivant la plante considérée, la floraison aurait lieu ou n'aurait pas lieu pour de fortes concentrations d'auxine. Or, nos résultats ne permettent pas de faire une distinction entre les teneurs en A.I.A. des plantes de jours courts et des plantes de jours longs, cultivées dans des conditions absolument identiques, sauf la durée de la lumière au moment de la sexualisation.

Nos résultats ne permettent pas de réfuter entièrement l'hypothèse de Lang, d'après laquelle la lumière sensibilise la plante à l'auxine, en fabriquant un récepteur ; le complexe auxine-récepteur étant le principe actif de la sexualisation. Cependant,

il y a un artifice évident dans les expériences de LANG, et le voici : grâce à une photopériode longue, qui peut aller jusque 24 heures de lumière d'intensité variable, LANG amène *Hyosciamus niger* au seuil de l'induction sexuelle : il fournit de la lumière en quantité très légèrement insuffisante pour provoquer la sexualisation apparente. Un rien de lumière supplémentaire induirait naturellement la floraison, comme il le dit lui-même ; LANG remplace cette faible quantité de lumière supplémentaire par une *application d'auxine en doses massives, pendant 25 jours* et il obtient la floraison. Rien n'indique que dans cette expérience de LANG, c'est l'auxine *qui soit responsable* de la sexualisation ; au contraire, on pourrait défendre que celle-ci était déjà en grande partie réalisée dans le méristème et que les auxines, à doses massives, sont venues provoquer une accélération métabolique qui permet à la plante de franchir le seuil de l'induction sexuelle. On pourrait vérifier cette objection que nous faisons à l'hypothèse de LANG, en amenant, comme lui, les plantes au bord de l'induction sexuelle puis en leur appliquant un traitement accélérateur du métabolisme, remplaçant l'hétérauxine. C'est d'ailleurs l'expérience que nous sommes en train de monter.

Nous pouvons fournir un argument supplémentaire à notre objection ; c'est que des plantes de 8 heures qui ont, rappelons-le, *les mêmes teneurs en auxine que les plantes de 16 heures*, ne fleuriront jamais, nous le savons, *mais ne fleuriront pas non plus* si elles reçoivent des doses massives d'auxine à ce moment.

En résumé, nous pouvons affirmer que la *concentration* d'auxine n'est pas le facteur déterminant spécifiquement la sexualisation. Nous pensons, avec d'autres auteurs : WENT, BOUILLENNE, SIRONVAL, que ce qui est nécessaire à la floraison *ce n'est pas une substance unique, mais un ensemble de substances déterminé par un métabolisme particulier*, qui amène dans les méristèmes des substances, telles que la vitamine E., ainsi que l'a montré SIRONVAL (10) ; la vitamine K comme l'ont prouvé HEMBERG et LOWEN (11) ; substances qui elles, ont une influence certaine sur la floraison ; de plus, il convient de faire la part de l'état dans lequel se trouvent les tissus R. BOUILLENNE (12).

Il se peut fort bien, que ce métabolisme de sexualisation soit caractérisé, entre autres choses, par une concentration définie d'acide β indol-acétique, mais cette concentration n'est pas

déterminante puisqu'elle existe aussi chez les plantes de 8 h. qui ne se sexualisent pas. Ceci est une hypothèse, plausible nous semble-t-il, que nous nous proposons de vérifier par la suite.

Nous montrons en outre que, dès que la plante cultivée en 16 heures a terminé sa sexualisation, la divergence du métabolisme auxinique en 8 heures et en 16 heures s'affirme.

En 8 heures, commence une accumulation d'auxine lente et continue.

En 16 heures, il se produit, comme *conséquence* de la sexualisation :

1) Une augmentation rapide et importance de la teneur en A.I.A. des tissus, qui est concommittante à la poussée de l'axe central.

2) Une diminution fait suite à partir du 74^{me} jour jusqu'au 90^{me} jour environ, pendant laquelle période les premiers boutons floraux avortent.

3) Une remontée de la teneur en auxine dans les feuilles coïncide avec l'étalement des fleurs fertiles.

4) Quant à la fructification, elle s'accompagne d'une production considérable d'auxine dans les feuilles, qui s'accumulera en réserve dans les graines.

En conclusion, nous démontrons dans ce travail :

1) que les fortes teneurs en auxine coïncident avec les différentes étapes de la *croissance :*

— germination de la graine,
— poussée de l'axe central,
— allongement et étalement des pièces florales,
— grandissement du fruit ;

2) qu'il y a beaucoup d'acide β indol-acétique libre, au moment de ces mêmes phénomènes de croissance, surtout lors de la poussée de l'axe central ;

3) que pendant la sexualisation des plantes de 16 heures, le taux d'acide β indol-acétique ne présente pas de modalité particulière, puisqu'il est le même dans les plantes de 8 heures

que dans les plantes de 16 heures jusqu'après la sexualisation de celles-ci.

La divergence ultérieure des concentrations d'auxines en 16 heures et 8 heures est un épiphénomène, provoqué par la sexualisation et non une cause de cette sexualisation.

Nous remercions très vivement Mad. M. Bouillenne-Walrand qui nous a prodigué ses avis et conseils au cours de ce travail.

Laboratoire de Physiologie Végétale,
Institut de Botanique, Université de Liège
et Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I.R.S.I.A.)

Liste bibliographique.

(1) K. V. Thimann, *Journal Biol. Chem.*, **109**, 279-291, 1935.
(2) Kögl and coll., *Z. Physiol. Chem.*, **228**, 90, 1934.
(3) Bouillenne, R. et Bouillenne-Walrand, M. *Arch. Inst. Bot. Liège*, vol. 16, 1939 repris de *Bul. Ac. Roy. Sc. Belg.*, 5-8, 1939.
Bouillenne, R. Symposium sur les Phytohormones. Inst. int. Coopér. intell. Soc. Nat. Paris, 1938.
(4) Galston, A. W., 8me Congrès Intern. de Botan. Section 11 et 12, 306-327, Parir, 1954.
(5) Livermann, J., *Ann. Rev. of Pl. Phys.*, Vol. 6, 1955.
(6) Lang, A. Proc. 1st Int. Photobiological Congress, Amsterdam, p. 62-64, 1954.
(7) Livermann, J. et Lang, A., *Plant Physiology*, **31**, 2, 147-149, 1956.
(8) Bouillenne, R., *Arch. Inst. Botan. Liège*, Vol. 14, 1937 repris de *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, nº 11, 1937.
(9) Bronchart, R., *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **4**, 216-225, 1957 et *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **5**, 241-252 ; 1957.
(10) Sironval, C., *C. R. des recherches de l'I. R. S. I. A.*, n **18**, 1957.
(11) Hemberg, T. et Lowen, B., *Svensk farmaceutisk tidskrift*, **58**, 938, 1954.
(12) Bouillenne, R. Colloque international sur la morphogenèse, Strasbourg. *Ann. Biol.* T. 26, **10**, 1950.
Bouillenne, R. Hormones végétales, organogenèse et sexualité. *Bul. Ac. Roy. Sc. Belg.*, Déc. 1955.

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du 6 juillet 1957

MYCOLOGIE

Observations sur une souche d'Aspergillus giganteus, Wehmer, de la Collection Irsac (*),

par

R. HULS
Docteur en Sciences chimiques

J. RAMAUT
Docteur en Sciences botaniques

et

R. HUVELLE
Docteur en Médecine

Résumé. — L'étude de la culture de A. *giganteus W.*, souche A. 1573 recueillie par Lozet (mission I. R. S. A. C., 1950-1953, en forêt dense équatoriale d'Afrique) a montré que cette souche avait gardé pendant plus de quatre ans, l'activité antibiotique que Lozet avait observée au moment de la récolte.

La croissance de cette souche, revivifiée en moût de bière et cultivée sur ce même milieu, manifeste une période d'accroissement rapide de poids sec et, après un temps de stabilisation, une perte de poids. Il est remarquable que cette courbe de croissance coïncide avec la courbe d'activité antibiotique mesurée par la méthode des cylindres sur diverses souches bactériennes.

L'extraction de l'antibiotique fournit une substance qui ne s'identifie pas à la Patuline ou à l'acide Kojique décrites dès 1944 à partir de souches de la même espèce par Florey et all.

Au cours de l'étude la Collection I. R. S. A. C. (1) récoltée par F. Lozet en Afrique centrale, nous avons remarqué une souche à laquelle Lozet attribuait une activité antibiotique et l'avait mise en évidence.

Cette souche numérotée A 1573 de la collection est, après examen, un *Aspergillus giganteus* W. dont on connaît les propriétés antibiotiques. Florey, H. W., Jennings, M. A., Philipot, F. J. en ont extrait la Patuline en 1944 [1] et dans certaines conditions, *A. giganteus* produit également de l'acide Kojique [2].

(*) Présenté par le Prof. R. Bouillenne.

(1) Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale.

A priori, l'activité antibiotique de cette souche devait être, suivant les conditions de culture, attribuée aux deux substances décrites. Nous avons contrôlé les essais de F. Lozet ; ils se sont révélés positifs. Nous avons tenté l'extraction de l'antibiotique responsable et nous sommes arrivés à une substance que nous décrivons. Elle ne s'identifie pas à l'acide Kojique ni à la Patuline.

Nous avons étudié d'une part, la croissance de cette souche en moût de bière liquide (culture stationnaire) et d'autre part, la production de l'antibiotique en fonction de la croissance sur ce même milieu.

I. Croissance d'*Aspergillus giganteus* en mout de bière

Partant d'une culture revivifiée sur moût gélosé 1.5 %, montrant d'abondantes fructifications, nous ensemençons une série d'Erlenmeyer contenant 100 cc. du milieu liquide. Tous les Erlenmeyers ont placés à 25° C. et à l'obscurité.

La courbe de croissance est établie par mesure du poids sec de mycélium en fonction du temps. Les résultats (Tableau I) représentant la moyenne de 5 mesures qui ont été recommencées dans les mêmes conditions, au cours de deux expériences.

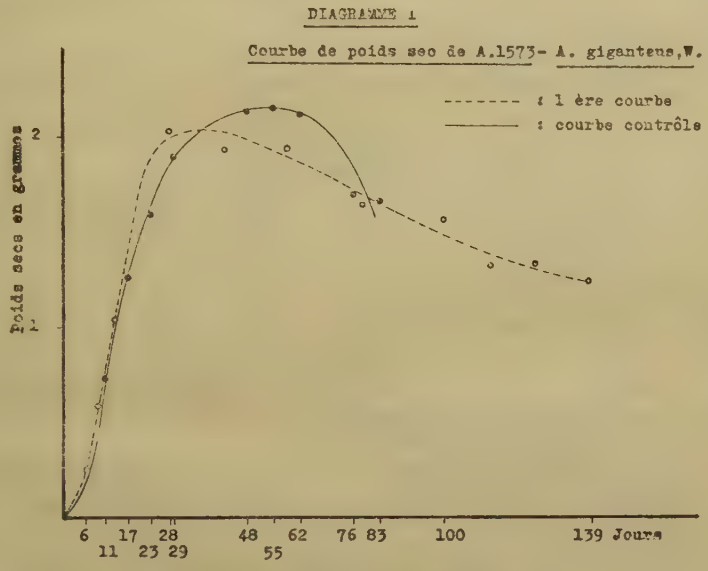
Tableau I. — *Croissance de* A. giganteus *en moût de bière.*

Première expérience		Deuxième expérience	
Temps en jours	Poids secs en gr. Moyenne sur 5	Temps en jours	Poids secs en gr. Moyenne sur 5
6	0.2684 gr.	13	1.0434 gr.
11	0.7440	28	2.0302
17	1.2697	43	1.9271
23	15930	58	1.9336
39	1.8960	79	1.6493
48	2.1572	101	1.5845
55	2.1680	113	1.3497
62	2.1194	125	1.3510
76	1.7089	139	1.2440
83	1.6608		

Il existe une période de croissance active jusqu'au 55e jour de culture ; entre le 55e jour et le 65e environ, une période de stabilisation puis du 66e au 100e jour, une période de perte de poids.

La troisième partie de la courbe correspond à une perte de matière sèche ; ceci implique une destruction des substances élaborées par le métabolisme ou une autolyse des cellules après leur mort. On peut penser que le milieu étant épuisé du point de vue nutritif, la moisissure utilise sa propre substance ce qui se traduit par une perte de poids sec.

Le diagramme I représente la courbe de croissance obtenue dans chacune des deux expériences (la 1re, trait plein ; la 2me trait interrompu).



II. Production de l'antibiotique.

Après avoir, dans les expériences précédentes, récolté le mycélium en vue d'une détermination de poids sec, nous avons utilisé le filtrat pour mesurer l'activité antibiotique de la souche.

Cette détermination est faite par la méthode des cylindres, sur plaques de bouillon gélosé à 1,5 %. Les bactéries utilisées sont : *Escherichia coli, Corynebacterium asperum, Bacillus subtilis et Staphylococcus aureus* entretenues en bouillon liquide.

Chaque cylindre reçoit environ 0,5 cc. de filtrat et les plaques sont incubées 24 heures à 37° C. L'activité antibiotique est exprimée en mm représentant le diamètre de la zone d'inhibition non compris le diamètre propre du cylindre.

Le tableau II rassemble les résultats obtenus.

Tableau II. — *Activité antibiotique des filtrats.*

Temps en jours	E. coli (1) (*)	E. coli (2)	S. aureus	C. asperum (1) (*)	C. asperum (2)	B. subtilis
6	0	0	0	0	0	0
11	1	0	4.5	1.25	0	0
17	5.5	1	9.5	2.25	3.12	7.5
23	7.5	1.5	11.75	4.75	4.12	8.5
29	7.75	1.75	12.75	6.25	4.25	11
36	8	3.5	8.5	4.5	2.5	7.5
48	5.75	1	7	3	2.12	7
55	5	0.5	7.5	0	0	6
62	6	0.5	5.5	0	0	6
76	2.75	0	2.25	0	0	5.5

L'examen du tableau II montre :

1. que l'antibiotique apparaît en concentration active, dans les conditions expérimentales, aux environs du 11e jour de culture ;

2. que l'activité maximale se situe aux environs du 29e jour vis-à-vis de *S. aureus, B. subtilis* et *C. asperum* tandis que pour *E. coli*, il faut attendre le 36e jour ;

3. que les germes Gram + et Gram + sporulés sont plus sensibles que coli, Gram —. La sensibilité à l'antibiotique varie d'ailleurs d'un germe à l'autre : *S. aureus* se révèle le plus sensible ; viennent ensuite par ordre décroissant de sensibilité, *B. subtilis, E. coli* et enfin *C. asperum* ;

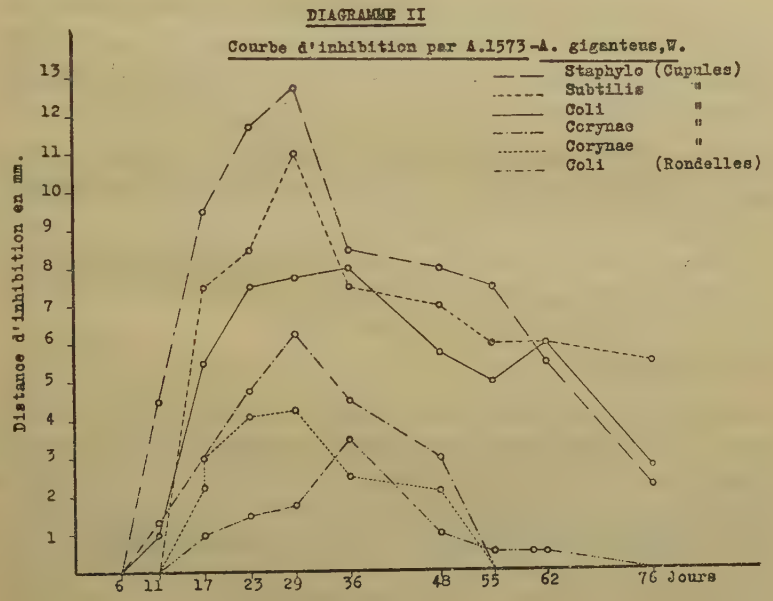
4. La production maximale de l'antibiotique correspond appro-

(*) Ces organismes ont été expérimentés à partir de deux souches différentes (1) et (2).

ximativement au maximum de croissance de l'organisme (tableau 1).

5. La concentration de l'antibiotique dans le milieu suit une courbe analogue à celle du poids sec ; elle ne reste pas stable ; après le 36e jour, la concentration de l'antibiotique diminue progressivement. Cette observation implique soit une destruction de la substance et éliminerait l'idée que l'accumulation de l'antibiotique dans le milieu pourrait être toxique pour la croissance du mycelium soit une diminution de l'activité de la subtance avec le temps par suite de remaniements biochimiques d'origine métabolique.

Le diagramme II présente les courbes d'activité de l'antibiotique en fonction du temps et des bactéries utilisées.



III. Extraction de l'antibiotique.

L'extraction a été réalisée en partant d'un filtrat de culture âgé de 25 jours. Le milieu est le Czapek-Dox formule II : glucose 50 gr — $NaNO_3$, 2 gr — KH_2PO_4, 1 gr — $MgSO_4.7H_2O$, 0,5 gr — KCl, 0,5 gr — $FeSO_4.7H_2O$, 0,1 gr.

Extraction de la substance active.

Le milieu de culture est filtré pour le débarrasser du mycélium et le filtrat (1.000 cm^3) est extrait avec parfois 100 cc de chloroforme. La solution chloroformique est lavée avec 2 × 10 cc de bicarbonate de soude à 2 %, puis avec quelques cm^3 d'eau et enfin séchée sur sulfate de magnésium. Le solvant est alors distillé sous vide ; on obtient un résidu huileux jaunâtre dans lequel se forme des cristaux. Le résidu est dissous à chaud dans un mélange de méthanol et d'eau et est traité par un peu de noir animal ; par refroidissement on obtient des cristaux en forme de prismes allongés, encore légèrement colorés. Une deuxième cristallisation dans une mélange méthanol-eau 1/1, avec traitement au noir animal, fournit des cristaux incolores, fondant à 184°

La substance est très peu soluble dans l'eau froide, légèrement soluble à chaud. Elle donne une coloration violette avec $FeCl_3$, (en solution méthanolique) et elle réduit la liqueur de Fehling à chaud.

La facilité avec laquelle on peut extraire la substance, ainsi que la quantité obtenue, varient suivant le milieu de culture. Actuellement, dans les conditions les plus favorables, le rendement est encore très faible, puisqu'il atteint seulement 4 à 5 mg par litre de milieu.

Caractérisation chimique.

Le peu de substance dont nous disposons actuellement ne nous a pas permis une étude chimique poussée. Néanmoins, les données que nous avons pu réunir permettent de conclure que la substance isolée est différente de la Patuline et de l'acide Kojique que certains auteurs ont trouvés dans le milieu de culture d'*Aspergillus giganteus* [1].

Analyse.

Une recherche qualitative montre que la substance contient seulement du C, H et O. L'analyse quantitative C, H donne les résultats suivants :

C : 66,44 % ; H : 6,86 % ; O (par différence) : 26,70 %

Poids moléculaire.

Le poids moléculaire a été déterminé par cryoscopie dans le camphre.

Substance : 0,454 mg ; camphre : 5,840 mg ; t : 17,2 °P. M. trouvé : 183
Substance : 0,158 mg ; camphre : 2,360 mg ; t : 14,9° P. M. trouvé : 180
Substance : 0,261 mg ; camphre : 2,930 mg ; t : 18,6° P. M. trouvé : 191
Valeur moyenne du poids moléculaire : 185

Formule moléculaire.

Compte tenu des résultats de l'analyse et de la détermination du poids moléculaire, la formule moléculaire doit être $C_{10}H_{12}O_3$. (P. M. calculé : 180,1 ; C : 66,66 % ; H : 6,66 % ; O : 26,66 %).

Spectre U-V.

Le spectre a été déterminé sur une solution méthanolique, la concentration étant de 0,877 mg pour 100 cm^3 de solvant (spectrophotomètre Beckmann D. U.). On observe deux maxima, l'un à 285 m ($E^{1\%}_{1cm} = 1380$), l'autre à 330 m ($E^{1\%}_{1cm} = 570$) et deux minima (248 m et 316 m).

Comparaison avec la patuline et l'acide kojique.

A. giganteus-A. 1573	P. M. : 186	formule : $C_{10}H_{12}O_3$	P*f* : 184°
Ac. kojique	P. M. : 158	$C^6H^6O^5$	P*f* : 158°
Patuline	P. M. : 154	$C_7H_5O_4$	P*f* : 154°

* * *

L'étude que nous avons faite de la croissance et de la production d'antibiotique par *Aspergillus giganteus* W. recueilli par F. Lozet, dans une mission I. R. S. A. C., en forêt dense du Congo belge, montre que cet organisme produit un antibiotique qui n'est pas l'acide Kojique, ni la Patuline, déjà isolés par divers auteurs de cultures de cette espèce. De plus, la production de l'antibiotique en moût de bière suit une courbe de rendement dont le maximum coïncide avec l'optimum de la courbe de croissance dans le même milieu (celle-ci étant mesurée par la variation des poids secs).

L'antibiotique isolé diffère de ceux qui ont été déjà étudiés par un point de fusion, un poids moléculaire et une formule brute différents.

Nous espérons que bientôt la formule structurale de cette substance, produite dans nos cultures par *A. giganteus* — A. 1573, Lozet collection IRSAC, sera élucidée.

W. Souche.

Centre National de Recherches Mycologiques
(Laboratoire de Liège)
et Laboratoire de Chimie Organique
de l'Université de Liège.

BIBLIOGRAPHIE

1. Florey-Jennings et Philipot, Claviformin from A. giganteus Wehm, *Nature*, 153, 139, 1944.
2. Baron, A. L., Handbook of Antibiotics, 1950.

Extrait du *Bulletin de l'Association des Amis de l'Université de Liège*, N° 2, 1956, pp. 43-49

Rapport sur les principales démarches tentées en vue de la création d'un Parc National dans les Hautes-Fagnes de Belgique

D'après les documents rassemblés par la Station Scientifique des Hautes-Fagnes de l'Université de Liège; Directeur : Professeur R. Bouillenne

La création d'un Parc National des Hautes-Fagnes fut demandée dès 1905 par A. Didier, dans une brochure éditée à l'occasion de l'Exposition Internationale de Liège.

L'altération rapide de la région devint inquiétante vers 1910; elle provoqua des protestations concertées, la formation de Ligues diverses (dirigées par Léon Fredericq, Jean Massart, Emile Digneffe, Rahir, Albert Bonjean, etc...). Un vœu officiel de l'Académie Royale de Belgique, Classe des Sciences, fut émis et une interpellation à la Chambre des Représentants provoqua de nombreux échanges de vue. En 1914, l'assurance gouvernementale était donnée qu'une Réserve serait constituée dans les Fagnes.

Après la première guerre mondiale, en 1924, l'Université de Liège installe sur le Haut-Plateau une Station de Recherches qui est le point de départ d'une série d'études importantes, montrant le rôle de la végétation des tourbières et de la tourbe elle-même, sur le régime hydrographique des rivières. Cette Station fut gérée au début par les Professeurs Baron Léon Fredericq, M. Dehalu, Administrateur de l'Université de Liège et R. Bouillenne, qui en est actuellement le Directeur.

La Station Scientifique des Hautes-Fagnes devient bientôt le centre de ralliement de ceux qui considèrent la mise en réserve des Fagnes comme une entreprise urgente et nécessaire non seulement sur le plan régional, mais aussi dans le cadre de l'utilité publique à l'échelon national.

La nécessité de la création d'un Parc National ne s'y justifie plus seulement par les intérêts conjugués de la conservation des équilibres naturels encore existants, de la continuation des études scientifiques et de l'organisation du tourisme dans les paysages instructifs, elle se base sur l'obligation de résoudre des problèmes de la plus haute importance pour le pays.

Il s'agit de décider si l'économie de la région sera orientée comme précédemment vers la production du bois, impliquant la destruction des tourbières et la ruine du régime des eaux;

ou bien si la richesse en eau de ce Haut-Plateau de fagnes tourbeuses sera exploitée pleinement. Cela exigera l'arrêt de l'extension des plantations d'épiceas et la reconstitution progressive des tourbières détruites là où l'expérience a montré que les biotopes sont ceux des « *Sphagnetalia* » et non ceux des pessières.

On en est arrivé au moment où la politique de l'économie dans ce territoire doit choisir entre ces deux types d'exploitations : bois ou eau.

Il semble que le problème de l'eau demande une solution urgente avec beaucoup d'acuité. Dans ce cas, les mesures à prendre sont les mêmes que celles que réclament les hommes de science et les touristes depuis près de 50 ans, au nom de l'utilité publique et au nom de la protection de la nature.

* * *

Le Professeur R. Bouillenne, considérant qu'il est nécessaire d'informer le public de la réalité de ces problèmes, a organisé une campagne de conférences et d'excursions commentées, suivant en cela l'exemple de Léon Fredericq. D'autre part, constatant qu'il ne suffit pas de déclarer et même de prouver qu'un territoire est intéressant pour que l'on sache ce qu'il faut faire pour le protéger, à coup sûr, pendant des siècles, il a entrepris des démarches personnelles auprès des Hautes Autorités du Pays et auprès des Administrations Communales en vue de leur proposer des techniques de protection qui ont fait leurs preuves dans les pays ayant déjà des Réserves scientifiques et des Parcs Nationaux.

Ayant fait partie du Comité de Direction de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge pendant 20 ans, il est au courant des difficultés qui se présentent sur le terrain, en Afrique, dans le cadre des obligations de protection, de conservation, de surveillance et d'études; il aperçoit que les chances de succès dans les Fagnes se trouvent dans une entente avec les propriétaires qui, selon lui, doivent être dédommagés : l'on ne peut faire de la protection de la Nature au nom de l'intérêt national sans une collaboration nationale. Il négocie, par la voie de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes, plusieurs conventions de statu quo; par exemple dans les Fagnes de Jalhay avec le Bourgmestre Herman, le 7 février 1930 : convention approuvée à l'unanimité par le Conseil communal de cette commune. Il prend contact avec les Inspecteurs forestiers et discute avec eux certains aspects des régressions écologiques dans les biotopes fagnards. Enfin, c'est à l'issu d'une de ses conférences à Verviers que la décision fut prise par les Amis de la Fagne de fonder la Revue « Hautes-Fagnes », afin de collaborer par la voie d'une revue à la défense et à l'illustration du Haut-Plateau.

En 1935, à la demande du Ministre de l'Intérieur, M. du Bus de Warnaffe, le Professeur R. Bouillenne fait partie d'un Comité d'Etudes pour la conservation des Fagnes et l'aménagement touristique de la région spadoise. Le 13 janvier 1936, il remet un rapport sur la délimitation souhaitable aux divers points de vue scientifique, touristique et économique d'une grande réserve sur le Haut-Plateau.

Un Commissariat spécial est créé pour la région de Spa et des Fagnes. Le Comte Adrien Van den Burch est désigné pour gérer cette organisation. Le 22 mars 1937, celui-ci demande au Professeur R. Bouillenne une étude approfondie de la question de la protection des Fagnes. Publiée en 1938 (177 pages, 39 figures) dans la revue « Hautes-Fagnes », cette étude examine les solutions les plus adéquates pour réussir la difficile conservation des ensembles de bêtes et de plantes caractérisant cette région, pour maintenir les équilibres biogéographiques des tourbières et assurer la gestion administrative, la surveillance, le tourisme.

Le 15 février 1938, S. M. le Roi Léopold III daigne convoquer le Professeur R. Bouillenne à ce sujet et prie les Ministres de l'Intérieur, M. Dierckx, et de l'Agriculture, M. Pierlot, de l'entendre sur les dispositions qu'il conviendrait de prendre aussitôt que possible. A la suite de cette entrevue, le Professeur Bouillenne a été mis en rapport avec les bureaux de ces deux Ministères et avec M. Weemaes, Attaché au Cabinet du Roi. De nombreux échanges de vue se sont succédé de 1938 à 1940. La deuxième guerre mondiale arrête toute action dans ce domaine et les Fagnes, incorporées dans le Reich allemand, deviennent un Parc National sous la direction du Docteur Schwickerath d'Aix-la-Chapelle.

* * *

L'opposition rencontrée en Belgique à propos de la création d'un Parc National des Hautes-Fagnes démontrait que les Autorités comprenaient mal les raisons, fondamentales pour l'avenir du pays, qui poussent les hommes de science à réclamer une protection dans certaines régions naturelles. De plus, les moyens administratifs dont la loi belge dispose sont, dans ce domaine, inappropriés et insuffisants. Il faut en réalité trouver une formule nouvelle qui dépasse le concept du « *Classement* » qui est si utile pour la défense des sites ruraux et des monuments, mais qui ne peut s'adapter à l'inévitable nécessité d'une gestion permanente, chargée de la surveillance, de la conservation, etc... Ces considérations ont amené le Professeur R. Bouillenne à proposer de créer en Belgique, un *Institut National de la Protection de la Nature*, à la manière de l'Institut qui, au Congo Belge, nous honore, de manière incontestée, sur le plan international.

Un projet de statuts a été mis au point et rédigé par lui en 1944 avec la collaboration de M. Henri Janne, alors ff. de Commissaire général au tourisme, et de plusieurs juristes.

Un mois après la fin de l'offensive des Ardennes, en février 1945,

le texte de ce projet fut présenté au Ministre de l'Instruction Publique, M. Buisseret.

Celui-ci adopte ce texte; la traduction flamande en est faite et l'étude juridique, sous forme d'un projet de loi, est entreprise. Il en résulte des contacts avec les Ministres de l'Intérieur et de l'Agriculture. Le dossier de la création de l'Institut National Belge de la Protection de la Nature rencontre malheureusement au sein du Ministère de l'Instruction Publique des oppositions qui le font abandonner.

Pourtant, en ce qui concerne spécialement les Hautes-Fagnes, la question est reprise : 1) par le Ministre des Travaux Publics, à la suite des interventions de M. de Clercq, Ingénieur-Constructeur du Barrage d'Eupen, d'une part, et 2) au sein du Ministère de l'Instruction Publique, grâce à l'initiative du Baron Carton de Wiart, président de la Commission Royale des Monuments et des Sites.

1. — Dans le cadre du Ministère des Travaux Publics, M. De Clercq demande une entrevue au Professeur R. Bouillenne. Il est reçu par celui-ci et ses collaborateurs à la Station de Recherches des Hautes-Fagnes, le 30 octobre 1947. Il est mis au courant, par diverses démonstrations scientifiques, par les résultats des travaux et par la présentation de documents photographiques, cartographiques, etc... du fait que la destruction systématique des tourbières, en vue de la plantation des bois d'épiceas, entraîne dans toute la région des ruptures d'équilibres importantes : destruction du tapis végétal turfigène « *Sphagnetalia* »; progressive dégradation des tourbes anciennes et arrêt de la formation des tourbes actuelles rétentrices d'eau; altération, dans des proportions et pour des raisons qui sont discutées, du régime et de la qualité des eaux recueillies dans le lac du barrage d'Eupen.

En conclusion des entrevues qui ont eu lieu ensuite :

a) un compte rendu est rédigé et signé pour marquer l'accord des parties sur l'obligation urgente de protéger les tourbières;

b) M. De Clercq tient compte du texte de ce compte rendu dans son Rapport au Ministre le 27 avril 1948;

c) le Professeur R. Bouillenne met sur pied un nouveau texte de projet de loi concernant la protection des Fagnes et, plus spécialement, celle des bassins versants de la Vesdre, de la Getz, de la Helle, etc... Avant-projet de juin 1948, s'inspirant en partie du projet de loi rédigé en 1944;

d) enfin, le Gouverneur de la Province de Liège, M. J. Leclercq, prie le Professeur Bouillenne de l'accompagner chez le Ministre de l'Intérieur, M. Vermeylen, le 15 juin 1948. A la suite de cette entrevue, un rapport important et détaillé est demandé. R. Bouillenne rédige ce rapport qui est remis dans les mains du Directeur-Général, M. Jean Roland.

2. — Dans le cadre du Ministère de l'Instruction Publique, pendant que le projet de création d'un Institut National de Protection de la Nature est mis en veilleuse, la Commission Royale des Monuments et des Sites reprend le problème sous une autre forme et fait une proposition de protection qui, en avril 1947, concerne un ensemble de huit réserves : Fagnes, Dunes au West Hoek et quelques territoires dispersés en Belgique, Zwijn, Genck, St-Hubert, Freyr, Champalle, Poilvache, Torgny-Lamorteau, parmi lesquels territoires certains avaient déjà fait l'objet de négociations fructueuses de la part de l'Association (s. b. l.) « Ardenne et Gaume » sous l'action de son Président-Fondateur R. Bouillenne.

Divers Départements Ministériels sont consultés. Le Directeur Général des Eaux et Forêts, M. Turner, établit un rapport circonstancié et des plans.

Le Conseil Supérieur de l'Urbanisme est saisi également de cette proposition. A l'initiative du Professeur O. Tulippe, Commissaire du Survey National et Président de la Commission pour la Protection de la Nature de l'A. P. I. A. W. (Liège), le Professeur R. Bouillenne est invité à développer la question de la Protection de la Nature dans les Hautes-Fagnes et à discuter les techniques scientifiques ainsi que les dispositions administratives indispensables pour réussir (séance du 18 juin 1948). Le Conseil Supérieur de l'Urbanisme remet au Ministre des Travaux Publics, à ce moment M. Buisseret, un vœu insistant sur l'importance et l'intérêt qu'il y a de créer non seulement une réserve dans les Fagnes, mais aussi dans les autres emplacements proposés.

De son côté, la Station Scientifique des Hautes-Fagnes de l'Université de Liège ne reste pas inactive. Elle obtient le 13 mai 1949 une entrevue chez M. Orban, ministre de l'Agriculture. En présence de Monsieur le Gouverneur de la Province de Liège, des délégués de tous les Ministères intéressés et du Directeur Général des Eaux et Forêts, M. Turner, le Professeur Bouillenne présente, en toute objectivité scientifique, les précisions qu'un spécialiste de la Protection de la Nature peut apporter dans le cas des Hautes-Fagnes et discute les moyens légaux et administratifs qu'il est nécessaire de mettre en œuvre.

* * *

En 1949, M. Buisseret, alors Ministre des Travaux Publics, emporte l'accord de M. Van Acker, Premier Ministre et, le 10 mars 1950, le Conseil des Ministres prend la décision d'inscrire une somme de 50.000.000 francs, au budget des Travaux Publics, en vue du rachat de biotopes intéressants dans les Fagnes et dans les blocs A. et B. du West Hoek. Le 18 juillet 1950 l'approbation du Comité du Budget est acquise : le crédit figurera dans les feuilletons d'ajustement pour 1951.

Malheureusement, alors que les Commissions d'acquisition sont au travail, le nouveau Gouvernement, du Premier Ministre M. Van

Houtte, décide en 1951 de remettre à des temps meilleurs l'acquisition des deux réserves.

La réalisation de ce programme partiel est en suspens depuis cinq ans, et on constate sur le terrain que les altérations du territoire fagnard continuent à se produire à un rythme nettement accéléré.

De plus, en 1955 apparaît un projet d'installation d'exploitations herbagères sur 200 hectares de landes et landes tourbeuses.

Les milieux scientifiques et les milieux de protection de la Nature réagissent vivement : La Station Scientifique des Hautes-Fagnes et son Directeur R. Bouillenne, la Commission pour la Protection de la Nature de l'A. P. I. A. W. et son Président le Professeur Tulippe, les Amis du Musée Léon Fredericq et leur Président le Chevalier Braas, pro-Recteur de l'Université de Liège, l'Association les Amis de la Fagne et leur Président M. A. Freyens, multiplièrent rapports et démarches.

Le Professeur R. Bouillenne soit seul, accompagné du Professeur Tulippe ou de M. Verlinden, Vice-Président des Amis du Musée Léon Fredericq, entreprend de documenter les Membres de la Députation Permanente de la Province de Liège ainsi que les Bourgmestres des Communes les plus intéressées à la question.

Il en est résulté une décision de MM. Lefebvre, Ministre de l'Agriculture et Leburton, Ministre de la Santé Publique et de la Famille, de réunir à Jalhay une conférence générale d'information le 26 septembre 1955. MM. Bouillenne et Tulippe y ont développé, à côté de raisons de technologie laissant prévoir le peu de rendement probable pour des fermes installées dans un tel endroit et dans un tel climat, l'importance toute spéciale que les landes voisines des tourbières acquièrent dans la protection des tourbières elles-mêmes. M. le Professeur Robyns, Directeur du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, définit le point de vue général de la Protection de la Nature, et s'inscrit également contre le projet d'installation de fermes en pays tourbeux.

Ultérieurement les Professeurs Bouillenne et Tulippe eurent plusieurs entretiens avec les Ministres Vermeylen, Lefebvre et Leburton. Le pays entier se réjouit de la déclaration faite le 25 janvier 1956, par le Ministre Lefebvre, devant le Parlement belge : ... « Pour calmer l'émoi causé par cette initiative (fermes de Jalhay) dans le monde scientifique et celui des « Amis de la Nature », je tiens à déclarer qu'il ne sera pas touché à l'avenir au territoire de la Fagne qui se trouve au-delà de la zone de quelque 200 Ha. ... »

A l'heure présente, le Conseil des Ministres, intéressé au problème de la Protection des Hautes-Fagnes et des Dunes de La Panne, a donné son accord pour que des négociations soient entreprises avec les propriétaires des terrains et que soient constituées deux premières réserves en Belgique par décision de l'Etat.

C'est donc au niveau des Administrations communales que main-

tenant le problème des Hautes-Fagnes se pose, et l'on forme l'espoir que celles-ci, scrupuleusement dédommagées, pourront accepter de mettre une partie de leur territoire à la disposition de la Science et du Pays pour le plus grand bien de tous.

R. Bouillenne,
Station Scientifique des Hautes-Fagnes.
Université de Liège.

Extrait de la *Revue Médicale de Liège*, vol. XIII, 195

La protection de la nature dans le monde

par R. BOUILLENNE
Professeur à l'Université de Liège
Directeur de la Station scientifique des Hautes Fagnes

L'idée qu'il faut protéger la Nature est récente. Bien que Platon déjà, il y a 2400 ans, ait décrit l'érosion des montagnes de l'Attique et la ruine des villages et des fermes et qu'il ait pensé que c'est la déforestation produite par l'homme qui en était la cause..., bien que les Arabes aient tiré d'un lointain passé le proverbe qui dit : « La forêt précède l'homme, le désert le suit »..., ce n'est qu'au cours du dernier siècle que l'on a pris conscience de l'ampleur des phénomènes de dégradation qui se produisent dans le monde et de la nécessité d'intervenir pour y parer. C'est récemment qu'un mouvement cohérent s'est dessiné dans tous les pays en faveur de réglementations qui auraient pour but de freiner certaines ruptures d'équilibres naturels et de conserver intacts des facies biogéographiques intéressants et utiles.

Beaucoup de nos contemporains n'ont pas encore aperçu la nécessité d'une action concertée. Ignorant les données du problème, ils ne se rendent pas compte qu'il s'agit d'une question fondamentale pour notre époque et que solution heureuse ou de son échec, l'avenir de notre civilisation. Les inqu des naturalistes qui étudient les êtres viv le milieu dans lequel ceux-ci sont appelés à ne trouvent qu'une faible résonnance.

* * *

La Protection de la Nature est liée, d'u aux questions qui se débattent sur le pl entreprises économiques et qui concerne ploitation des ressources naturelles; mai autre côté, elle s'inquiète de la sauvegar espèces vivantes, du maintien sans altérat complexes biogéographiques; elle touch défense des paysages beaux et pittoresqu somme, elle se présente sous des aspects au bout desquels on aperçoit toujours le mé fluctuant et instable des équilibres nature

Sur cette planète, la vie est confinée da zone étroite : la Biosphère, constituée par l de l'atmosphère dont l'air est respirable et

e pellicule de terre arable dans laquelle les es sont fixées et sur laquelle vivent les ani- et les hommes. C'est aussi dans cette bio- e que se trouvent les eaux marines, que nt les rivières, que soufflent les vents et que ccèdent les saisons. Les éléments de la nature, re, atmosphère, eaux, sols, végétaux, ani- et hommes y sont liés les uns aux autres es relations très strictes : toute modification n des constituants détermine des répercus- en cascade, sur les autres. Au cours des naires, des équilibres se sont constitués, par- ls ont été rompus plus ou moins profondé- . A l'heure actuelle, apparaît une chaîne de uilibres résultant de l'extension des popu- s humaines et de la puissance extraordinai- nt accrue des moyens techniques qu'elles sont nues à créer. En peu de siècles, la vitesse mpressionnante avec laquelle certains de ces omènes d'altération se produisent. Il ne le pas, présentement qu'il soit possible d'en r partout l'évolution régressive.

s exemples sont nombreux; les uns montrent rocessus de destruction qui se font sentir ment à l'échelle de la terre; les autres sont sés. Mais partout ce qui touche à la végé- a des répercussions sur le sol, sur la circu- des eaux et, par places, sur le climat. Ce qui e au sol, aux eaux et aux climats modifie onditions de vie des animaux, de l'homme.

* * *

n'est pas à démontrer, mais il est nécessaire ppeler que c'est du règne végétal et du règne al que nous tirons strictement notre subsis- et, en dernière analyse, puisque toute chair erbe, que c'est la matière organique synthé- par les plantes qui constitue la base de notre ntation. Nous dépendons de la merveilleuse ultiple petite usine que constitue chaque e verte. Elle seule a le pouvoir de photo- étiser, à basse température, avec la lumière, z carbonique de l'air, l'eau, la chlorophylle protoplasme des cellules végétales, les sucres éalisent le passage de la matière minérale à atière organique et si les plantes terrestres arines cessaient de remplir cette fonction, il urait plus ni sucre, ni viande, ni huile, ni , ni lin, ni caoutchouc, ni papier... et toute arrêterait à la surface de la terre.

sont donc les phénomènes biochimiques des èses végétales ainsi que les équilibres du milieu dans lequel les plantes les réalisent, qui déterminent la croissance des végétaux et par là, d'une part, constituent les bases de l'alimentation de l'homme et, d'autre part, ont accumulé les ressources de charbon et de pétrole nécessaires, tout au moins jusqu'à présent, à ses industries.

* * *

Il n'est pas douteux que les problèmes de l'alimentation humaine sont rattachés aux problèmes des équilibres existant entre les divers éléments de la biosphère dont l'homme fait inéluctablement partie, qu'il le veuille ou non.

Peut-être, montre-t-il aujourd'hui une certaine réticence à accepter sa place dans la nature et déclare-t-il que la puissance de son génie, l'ampleur de ses réalisations techniques et l'abondance de ses populations, le placent loin au-dessus du cadre naturel. Cependant, il perd de vue que les êtres vivants utilisés pour sa subsistance proviennent non pas de son esprit, mais d'un habitat qui est commun à ces êtres et à lui-même.

Evidemment, on peut affirmer qu'il est devenu un maître incontesté et que, par son intelligence et par sa masse, il est l'élément biologique dominant de la planète. Mais on ne peut oublier que ce dernier né d'une innombrable série évolutive d'êtres vivants vient seulement et depuis peu de marquer son emprise sur la nature; car si son apparition remonte à environ un million d'années, la plus vieille civilisation, qu'elle soit chinoise, indienne ou égyptienne, n'a pas 30.000 ans et n'est appréciable que depuis 7 à 10.000 ans.

L'homme a donc vécu pendant les 99 centièmes de son existence par petits groupes dispersés, luttant contre les éléments, menacé autant par la brutalité de la vie sauvage que par les ravages des maladies et des épidémies, faisant partie incontestablement de la jungle.

C'est seulement dans le court espace de temps équivalent au dernier centième qu'il a découvert les moyens de se défendre : il s'est multiplié, il a précisé ses connaissances. Par la science et la technique, il a apporté un sort enviable aux générations grandissantes. Il s'est dégagé de la jungle et s'est imposé dans la Nature.

D'une part, sa multiplication est extraordinaire. Les chiffres que l'on peut recueillir sont impressionnants. Evaluée à une vingtaine de millions, 5000 ans avant notre ère, la population du globe était devenue au 17e siècle environ 700 millions. Puis, dans une croissance presque explosive, au

cours des 3 derniers siècles et en l'espace de six générations, elle est passée à 2 milliards et demi.

D'autre part, la conquête et l'exploitation des ressources naturelles ont été très rapides. Rien n'arrête l'homme dans ses réalisations progressivement audacieuses. Il perce des montagnes, édifie des barrages, jette des ponts suspendus au-dessus des bras de mer, détourne le cours des fleuves, conquiert la maîtrise de l'air et libère des énergies nucléaires presqu'impensables. Il abat les forêts denses et impénétrables et élargit immensément les surfaces de ses cultures.

Mais pourra-t-il jamais échapper à sa nature d'être vivant, soumis comme les autres êtres aux impératifs biologiques de l'alimentation et par conséquent, aux conditions du milieu dans lesquelles la végétation peut construire les matières organiques nécessaires.

Dans les pays encore provisoirement pléthoriques comme la Belgique, la question de nourriture ne s'impose guère à l'attention du public, si ce n'est pour équilibrer médicalement un régime ou pour analyser une recette culinaire, à moins qu'on ne pénètre dans les problèmes des marchés, des moyens de transports et des aspects sociaux qui concernent le pouvoir d'achat...; mais il est une constatation que personne ne peut éluder : il n'y a pas assez de nourriture pour le nombre actuel des vivants et si l'on constate qu'un tiers de la population totale (situé favorablement : Europe, certaines régions d'Amérique, etc.) se nourrit normalement, il consomme à lui seul, les trois quarts des récoltes obtenues sur l'ensemble de la terre. La conclusion est que les 2/3 du genre humain ne mangent pas à leur faim et la situation s'aggrave chaque jour par la naissance de 80.000 bouches nouvelles à nourrir.

* * *

L'insuffisance mondiale des productions agricoles est évidente et l'on comprend l'urgence qu'il y a d'y porter remède. Des organisations nationales et internationales dont la F. A. O., Organisation pour la nourriture et l'alimentation, s'en préoccupent activement.

D'aucuns préconisent le défrichement et la mise en valeur de nouveaux territoires, d'autres poussent à l'application des résultats des recherches des laboratoires qui ont, dans les domaines de la Physiologie des plantes, de l'Agronomie, de la Phytopharmacie, réalisé des progrès sensibles.

S'il est possible de fonder de sérieux espoirs d'amélioration dans l'utilisation des engrais, dans la sélection et dans l'application judicie lois de la croissance végétale, dans les co de sol et de climats appropriés, il faut s du succès strictement temporaire qu'app le défrichement de régions forestières gardé, jusqu'ici, leur caractère primitif.

* * *

Malgré l'extrême nécessité où l'on se d'accroître les productions agricoles, l'on étendre indéfiniment la surface des terres c La raison en est que déjà des cultures ont r les facies naturels sur des territoires si no et si vastes, qu'il reste peu de nature v que la réduction au-delà d'une certaine li la surface occupée par les forêts s'est lourde de conséquences. Elle détermine tures dans les équilibres naturels stabilisé les facies forestiers : irrégularité des inondations, sécheresse, érosion, baisse des aquifères, altération des sols, tempête d sières, changements de climats, etc.

Les besoins à satisfaire, l'intérêt immé préoccupations égoïstes, l'imprévoyan amené l'homme à devoir subir de tels fl en est responsable et voici comment cela duit généralement.

Dans presque toutes les parties du m défrichement progressif pour la conquête d vierges n'a pas eu de frein, sauf dans la p Europe, où l'agriculture est fixée. On pe ailleurs les cultures abandonnées lorsqu devient improductif. A leur place, apparais groupements de plantes herbacées utilisé ralement comme pâture et les besoins d nomie pastorale exigent l'intervention pour maintenir non boisés les espaces minées. Le feu provoque la disparition d'u nombre d'espèces utiles et laisse la pla petit nombre de plantes pyrophytes souv propres aux herbages. La couverture vég désagrège, surtout comme c'est la cas bi vent, lorsqu'il y a pâturage excessif. Le à nu subit de profondes modifications composition et sa structure. Ce n'est pas l de dire comment il se désagrège, comment ses colloïdes et devient, dans beaucoup de la poussière, ou bien est arraché par l'

L'on assiste ainsi par une chaîne rég lente autrefois, rapide aujourd'hui, à la d tion des groupements végétaux, sur sol ganisé et stérilisé, sous des climats évolu l'aridité. L'influence de ces climats

usement sur les zones de forêts voisines et
s cultures.

* * *

décadence du règne végétal à la surface du
peut se mesurer du haut d'un avion au cours
ngs vols transcontinentaux. Un observateur
s'étonne d'apercevoir tant d'espaces sans
, de steppes désertiques, de brousses à tous
grés de dénudation. D'une manière générale,
situation est l'aboutissement d'interactions
lesquelles l'homme est intervenu invariable-
par le défrichement, la culture, la pâture
feu.
st ainsi que sont anéanties les conditions de
u nécessaires non seulement au maintien de
gétation spontanée, mais aussi à la culture
lantes, et que deviennent précaires les moy-
'alimentation de l'homme.
st ainsi que l'on peut dire qu'entre la famine
, il y a 0,20 à 0,30 cm. de terre, de cette terre
euse où se trouve mélangé, aux produits de
régation des rochers, l'humus qui provient
décomposition des êtres morts, particulière-
des végétaux ayant vécu à la surface, de
terre fragile qui exige 1000 ans pour consti-
une épaisseur de 2 à 3 cm.
ssi le naturaliste n'est pas surpris de constater
les archéologues découvrent les restes
iennes populations très denses et prospères
sément dans ces zones où prévalent
rd'hui les conditions semi-arides ou déser-
s. Comme les causes actuelles évidentes à
veux ont dû jouer autrefois, peut-être avec
de lenteur, il n'est pas nécessaire de se
nder pourquoi ces civilisations ont disparu,
quoi les champs qu'elles entretenaient ont
bandonnés.
n pourrait citer de nombreux exemples de
its : l'Egypte, qui n'habite plus que la vallée
il, tout comme la Chine qui s'accroche au
des vallées du Fleuve Bleu et du Fleuve Jaune,
raient autrefois de leurs vastes champs des
es aujourd'hui déserts; la Cyrénaïque qui,
la Rome impériale, portait les fameux Jar-
de Bérénice, le désert de Lybie où l'on trouve
ines de grandes villes comme Thysdrus (El
) dont l'amphithéâtre pouvait contenir
o personnes, le Sahara, où l'explorateur
ais Aug. Chevalier a retrouvé, sous les
ses couches de sable, des indications de forêts
s qui, il n'y a pas 1000 ans, colonisaient une
n aujourd'hui synonyme de sécheresse, soif,
aridité... et la liste n'est pas close, l'Arabie,
Babylone, le Thibet, etc.

La leçon du passé est très nette : Nous ne
pouvons impunément étendre l'exploitation de la
nature, opérer le défrichement des forêts, agrandir
les cultures industrielles ou vivrières sans déclen-
cher des ruptures d'équilibre d'où résultent sur
le globe : décadence de civilisation, migration de
populations, disparition de la couverture végétale,
appauvrissement de la faune, désertification,
révolution.

Par son intelligence, l'homme sera peut-être
capable d'arrêter la généralisation de la destruction
de son propre habitat; mais il faudra qu'il par-
vienne à temps à s'imposer, consciemment, des
sacrifices immédiats.

* * *

Il est curieux de constater que les premières
tentatives de protection de la Nature ont été
inspirées par des raisons d'ordre esthétique. Par
exemple, en 1872, le pionnier américain sous le
charme des paysages nouveaux qu'il découvrait
dans le Far-West a désiré en perpétuer le spectacle
sous la forme des Parcs Nationaux dont le pre-
mier fut le Yellowstone...; de même que les
artistes, les touristes, le public en somme réagis-
sait contre l'uniformisation des lieux d'existence
et cherchait un délassement dans des paysages revi-
vifiants... ou bien il s'acharnait à épargner, au visage
de son pays, une trop rapide banalisation.

Enfin, les naturalistes se sont émus de la substi-
tution progressive des formations naturelles par
les établissements humains, qu'ils soient agricoles,
industriels, ou résidentiels.

Mais aujourd'hui, ce sont les biologistes qui
ont aperçu les problèmes posés par l'évolution
régressive des équilibres naturels.

Ils considèrent que la Protection de la Nature
constitue la toile de fond devant laquelle se
confrontent, outre les entreprises des affaires
économiques, des travaux publics et de l'urba-
nisme, celles de la production des matières indis-
pensables et en définitive celles de la stabilité de
l'habitat humain.

En vérité, l'homme d'aujourd'hui en est arrivé
à un tel degré de maîtrise qu'il dérègle les lois
de la Nature et apporte à ses descendants la per-
spective de famine généralisée, de telle sorte que
la protection de la Nature n'est pas seulement
un problème d'esthétique ou d'altruisme, mais
bien une nécessité dans le cadre économique et
social, à l'échelle du monde.

Extrait du Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège
N° 5 — 1956

Introduction historique à l'étude des tourbières de la Fagne des Deux Séries

par R. BOUILLENNE, P. DEUSE et M. STREEL

Dans le cadre des études phytosociologiques entreprises sur les groupements végétaux qui forment la végétation des tourbières des Hautes-Fagnes, nous avons concentré dans ce travail, notre attention sur l'histoire de la Fagne des Deux Séries.

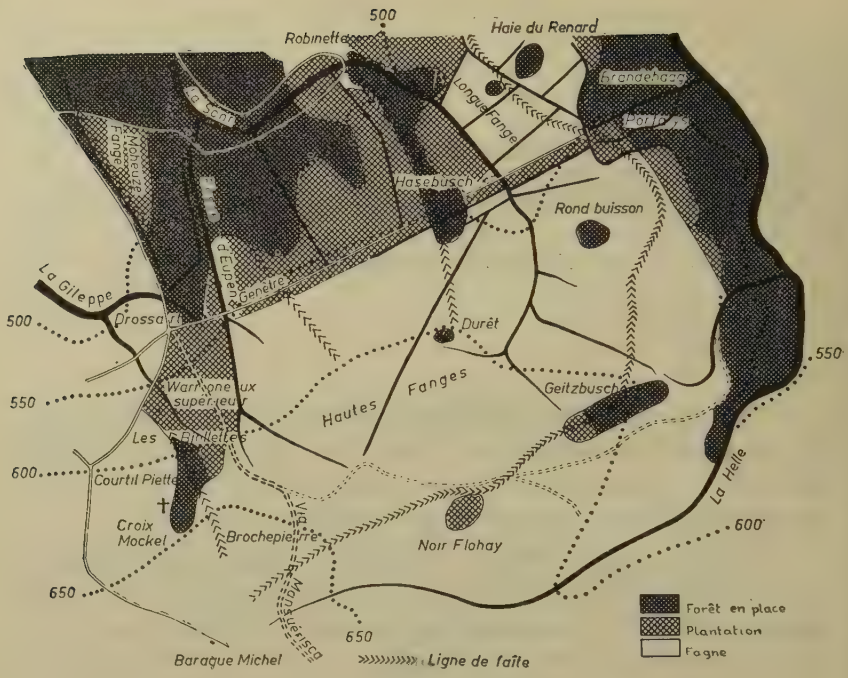
En 1937, le Département des Eaux et Forêts du Ministère de l'Agriculture de Belgique a fait de ce territoire deux séries forestières : la série du Geitzbusch et la série de Durhet, séparées par un large coupe feu, orienté sud-ouest, nord-ouest : l'allée des deux séries.

La plantation de pessières, précédée de l'établissement d'un vaste réseau de drainage a été réalisée sur la majeure partie de ces séries. Elle fut interrompue par un incendie et n'a pas été reprise depuis, par suite d'une décision du Directeur général des Eaux et Forêts, M. CRAHAY, prise avant 1914.

M. BOUDRU considère cette fagne comme étant un exemple de tourbières actives mais l'un de nous, BOUILLENNE (1939) en signale la dégradation résultant des plantations de *Picea excelsa* et des drainages qui y ont été faits au début du siècle.

GÉNÉRALITÉS

La fagne des Deux Séries appartient au territoire de la commune de Membach. Elle comporte 800 hectares, presqu'entièrement tourbeux. Elle est adossée à une crête qui dessine une large concavité orientée au Nord-Ouest dans laquelle on aperçoit deux amphithéâtres, l'un bien marqué dans lequel la Soor prend sa source et coule vers le Nord; l'autre, moins évident, dans lequel

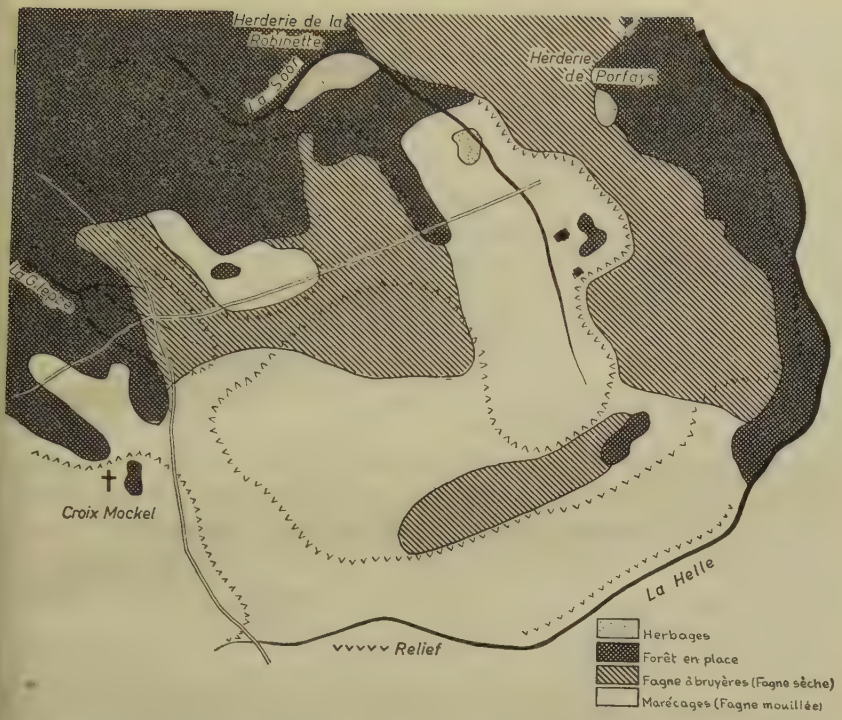


I. — Après la carte de l'I. C. M., environ 1900.

les eaux pendent vers le Nord-Ouest et arrivent, soit dans le cours moyen de la Soor, soit dans la Gileppe.

Cette crête, en forme de fer à cheval domine dans sa partie médiane (Noir Flohay - Geitzbusch) la vallée de la Helle entre 660 m et 590 m; dans sa partie Est, elle part de l'extrémité du Geitzbusch et atteint le replat du Brandenhaag, entre 590 et 550 m; dans sa branche Ouest, elle s'étend de Brochepierre à la Croix Mockel entre 660 m et 550 m. La ligne de faîte porte quelques lambeaux de forêts : Pins silvestres au Noir Flohay, vieux taillis de Chênes au Geitzbusch, Chênes et Hêtres mélangés dans le Brandenhaag, Hêtres à la Croix Mockel. Elle est interrompue localement par de légères dépressions tourbeuses qui mettent en communication les tourbières de l'hémicycle avec celles qui sont à l'extérieur de celui-ci.

Au Nord, le territoire qui nous intéresse sera limité par le chemin de Porfays. Les tourbières de l'hémicycle constituent deux vastes zones entre lesquelles s'insinue un élargissement notable de la crête au niveau du Noir Flohay et se place un épaulement



II. — Carte de Cabinet du Comte de Ferraris (1772-1779).
Copie prise à la Bibliothèque Royale à Bruxelles.

de terre ferme (Setchamps de Durhet). Il s'agit d'un col à peine marqué. Il est en partie recouvert par une bande de tourbe épaisse, large de 400 m environ, réunissant par dessus le col, les deux assises tourbeuses.

L'assise tourbeuse de l'Est alimente les diverses sources de la Soor. Elle est installée, comme nous l'avons signalé déjà, dans un véritable amphithéâtre qui se présente de manière analogue à celle de la plupart des amphithéâtres des Hautes Fagnes qui sont occupés par les hautes tourbières et d'où sortent les rivières du plateau.

La carte de Ferraris donne la situation hydrographique de la Soor, en 1772, avant la campagne « d'assainissement » qui a déplacé le lit de la rivière et qui a provoqué son encaissement dans une sorte de cañon tourbeux très remarquable et profond. L'ancien lit est encore visible actuellement et est jalonné par quelques Bouleaux.

L'assise tourbeuse de l'Ouest alimente non seulement le cours moyen de la Soor, mais aussi la Gileppe. La répartition des eaux dans ces deux bassins est due à la présence à l'aval de la tourbière d'un replat de terre ferme, séparant le cours de la Gileppe de celui de la Soor. Cet interfluve, qui est très évident en dessous de l'altitude de Drossart (525 m) est peu visible au dessus de celle-ci et en amont, il disparaît dans la tourbière. Ainsi donc la sortie des eaux de cette assise tourbeuse se fait dans des ruisseaux peu encaissés, à tel point que la carte de Ferraris ne dessine pas d'exutoires de cette tourbière vers la Soor, mais seulement vers la Gileppe, où là non plus, il n'y a guère de ravinement.

Le rapprochement topographique des deux exutoires « Soor-Gileppe » de l'assise tourbeuse de l'Ouest, a permis de réaliser, certains captages d'eau, comme par exemple celui du Fossé d'Eupen qui enrichit le bassin de la Soor, au dépens des eaux s'écoulant normalement vers la Gileppe. Nous reviendrons plus tard sur les rivalités internationales qui ont opposé les riverains de ces deux rivières qui, avant 1914, apportaient leurs eaux, l'une à la ville d'Eupen en Allemagne, l'autre à la ville de Verviers en Belgique (voir Fig. 4).

Le sous-sol de la fagne « des Deux Séries » est le socle Révinien de la Haute Ardenne, recouvert d'une couche dense et imperméable d'argile généralement blanc-grisâtre. Cette argile résulte de l'altération du socle révinien mais aussi des restes de l'assise crétacique dont la craie a été éliminée et dont les dépôts de silex ont été repérés partout. (R. Bouillenne 1934).

Sur les crêtes, l'argile est recouverte d'une couche limoneuse brun-jaunâtre. Ces emplacements à sol limoneux et sans tourbe sont appelés « setchamps » ou « durêt ». Dans le limon, sont emballés des phyllades bleus, des quartzites et des quartz anguleux (Bourguignon 1953, p. 48). Cette couche limoneuse est surmonté d'un humus brut noir et fibreux, de faible épaisseur.

Partout ailleurs, la surface d'argile blanc-grisâtre porte directement un manteau tourbeux dont la nature et l'épaisseur sont variables.

Des sondages systématiques [1] ont été entrepris sur la super-

---

[1] Nous remercions vivement Mr M. Hotterbeex ainsi que tous les étudiants qui à l'occasion de leur séjour à la station universitaire du Mont Rigi ont mené à bien les sondages sur plusieurs centaines d'Ha.

ficie du territoire. Une carte représentant l'épaisseur des assises tourbeuses a été établie. Elle montre que les deux amphithéâtres dont nous avons parlé se présentent de manière différente :

Celui de la Soor porte une vaste tourbière qui en plusieurs endroits dépasse trois mètres d'épaisseur et où s'inscrivent trois sillons, correspondant aux bras qui forment la Soor elle-même.

Celui de la Gileppe et du Fossé d'Eupen est régulièrement incliné vers le Nord-Ouest. La surface en est relativement plane; elle est entamée à l'Ouest par le fossé Bovy qui coule dans la Gileppe. Nulle part la tourbe n'y atteint trois mètres.

D'autres séries de sondages ont prouvé l'existence d'un manteau tourbeux sur les plateaux enrésinés de la Haie du Renard et de la fagne Moxheux.

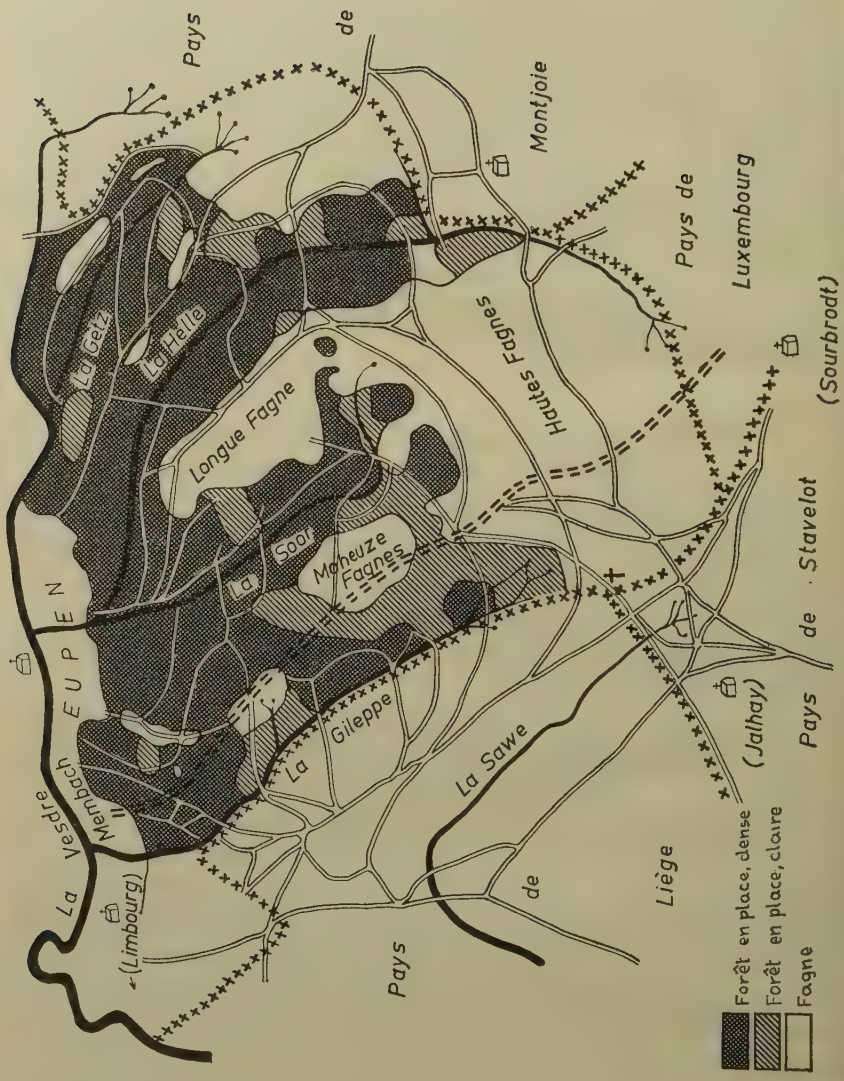
Des origines a la fin du XVIII^me^ siècle

Si à l'heure actuelle, ces Hautes Fagnes ne sont pratiquement pas habitées et s'il semble qu'au Moyen-âge, il en ait été de même, les documents préhistoriques apportent des indications de l'existence de populations abondantes. (Mme M. Bouillenne-Walrand-R. Bouillenne et col., 1937). Celles-ci seraient d'après Hamal Nandrin d'âge campinien.

Ces populations préhistoriques ont laissé de nombreuses traces sur le haut plateau : il ne s'agit pas seulement de silex taillés mais aussi de restes de cabanes établies sur pilotis, au centre de remblais circulaires de terre ferme ayant un diamètre d'environ trente mètres. Ces remblais artificiels sont tapissés intérieurement d'argile imperméable et ont contenu de l'eau. Ils délimitent des sortes d'étangs en contact par le côté amont avec les niveaux de suintement des sources. Vers l'aval, ils s'étagent irrégulièrement et sont en communication les uns avec les autres. La tourbe accumulée au fond de ces étangs préhistoriques est antérieure à celle du haut plateau qui s'est formé ensuite sur environ 3 % 55 de la superficie (voir diagrammes polliniques. M. Bouillenne-Walrand, R. Bouillenne et col., 1937). Elle correspond à l'époque à climat boréal, contemporain de l'âge campinien.

Le versant Nord du plateau des Hautes Fagnes semble avoir été traversé par plusieurs routes.

A l'époque romaine, un chemin de grande circulation, la



III. — Croquis de l'Hertogenwald (Avocat de la Saulx vers 1780). Copie prise aux Archives du Royaume à Bruxelles. Fonds : Conseil des Finances. Carton nº 692.

Via Mansuerisca, reliant Eupen à Trèves par Sourbrodt a été établi sur la crête de Brochepierre. Son tracé, oublié pendant des siècles, a été retrouvé et les éléments remarquables de sa structure dans son passage à travers les tourbières des Wez ont été étudiés par l'Abbé Bastin (1934).

Une carte de 1632, rapportée par Schuermans (1886) fait état d'un autre chemin croisant la Via Mansuerisca près de Brochepierre et passant sur la ligne de faîte (Noir Flohay), parallèle à la Helle. Ce chemin établissait une communication entre Jalhay et Montjoie.

Une carte croquis de l'Hertogenwald par l'avocat de la Saulx (vers 1780) nous donne plus de détails sur le réseau de ces chemins : on y voit au nord du chemin déjà décrit par Schuermans, parallèles à celui-ci, trois autres voies de passage dans l'étendue non boisée alors, comprise entre la Helle supérieure et l'Hertogenwald (Carte III).

Un premier chemin, venant de Jalhay passe près de la Croix Mockel (1626) et vraisemblablement au voisinage de Mon Piette (Feller 1936). Il traverse la tourbière sur le massif Ouest jusqu'au « Durhet » puis, évitant l'amphithéâtre des sources de la Soor, s'incurve vers le Nord pour se diviser au niveau du Rond Buisson en deux branches, l'une descendant le ruisseau du Petit Bonheur, l'autre longeant le plateau de la Haie du Renard : la Longue Fagne;

Un second chemin existe auquel Cramer (cité par l'Abbé Toussaint 1939) et l'Abbé Bastin (1934) attribuent comme à la Via Mansuerisca, une origine romaine. Il se branche sur la Via Mansuerisca au niveau des ruines de l'Abbaye de Raussart (Feller 1936). Willems (1948) tire de ce nom le mot « Drossart » employé aujourd'hui pour désigner cet endroit. Le chemin longe la lisière de l'Hertogenwald sur un sol dont l'épaisseur actuelle de tourbe est faible, puis traverse le massif forestier du Brandehaag, la Helle et joint Hattlich, puis Montjoie. Le chemin forestier du Porfays, actuel, suit sensiblement cet itinéraire mais il se termine au Brandenhaag;

Un troisième chemin s'enfonce, de Drossart, dans la partie supérieure de l'Hertogenwald jusqu'au plateau de la Haie du Renard. La carte de 1768, par Cornélius Leurs en indique également le trajet au bord duquel est signalée dans la vallée moyenne de la Soor, une herderie au lieu-dit « Rubenit » (d'où l'on a vraisemblablement tiré « La Robinette »).

Au Moyen Age, le chemin Néau (= Eupen)-Sourbrodt avait perdu le tracé exact de la Via Mansuerisca, recouverte en plusieurs endroits par la tourbe, mais il suivait la même direction et se présentait comme un faisceau de pistes charretières entremêlées dont on retrouve aujourd'hui des ornières et les levées de terre sur une largeur de 50 à 100 m et que les photos prises d'avion révèlent parfaitement en raison de la végétation très particulière qui les recouvre (*Sarothamnus scoparius* et *Vaccinium Myrtillus*.)

Tourbe, foins et bruyères ont été recueillis dans les fagnes de la Soor, tout comme sur les autres versants des Hautes Fagnes, mais l'intensité de ces exploitations demande à être précisée. La tourbe fut, semble-t-il, peu exploitée sur cette fagne. Nous avons retrouvé des traces de tranches d'exploitations dans le massif tourbeux Ouest. D'après les renseignements de Mr Soupart [1] la tranche visible entre Noir Flohay et Brochepierre est récente. La tourbe y a été exploitée par les forestiers habitant l'ancienne maison forestière de Drossart (Construite en 1836, détruite en 1940). Les deux autres traces d'exploitations de tourbe sont plus anciennes : Mr Soupart ne les connaît pas. Remarquons qu'elles se trouvent dans l'axe du chemin Jalhay,Croix Mockel, Durhet, Helle signalé sur la carte de de la Saulx (1780).

Par contre le fauchage, fut particulièrement extensif tant pour la Bruyère que pour la Molinie. Les droits de fauchage remontent fort avant dans l'histoire (S. Pyré, 1947). Ils furent exercés sur ce territoire sous sa forme la plus complète : le *Stiernage* (ou sternage, ou sternulage) pratiqué anciennement tant sur tourbières que sur landes et en clairières dans la forêt. Le stiernage consistait à faucher la Molinie, la Bruyère tendre, et en forêt, les Fougères; à scier les buissons de Genêts, de Myrtilliers, de Bruyères âgés et à rassembler une litière abondante, mélangée de Sphaignes ratissées. (G. d'Alviella 1927, Toussaint 1937, Quairière 1939, Ph. Gérard 1951). Feller 1936, parlant des lois en vigueur dans les fagnes de Jalhay, cite un texte de 1760

---

[1] Nos plus vifs remerciements vont à Mr Soupart de Membach, brigadier forestier retraité, à qui nous sommes redevables de la plupart des communications orales concernant l'histoire de la fagne des Deux Séries, principalement celles qui se rapportent au drainage. Mr Soupart s'est occupé personnellement, pendant de nombreuses années de l'exploitation des séries forestières qui nous intéressent.

où l'on s'adresse à « tout faiseur de trouffe en fauchant foin et sterneur ».

Le stiernage était utilisé encore au début du siècle actuel avec une ampleur bien peu soupçonnée aujourd'hui. Mr Soupart nous a affirmé que certaines années, pas un coin même reculé, de la fagne n'échappait à la faulx : des parcelles étaient délimitées et les années de disette voyaient monter le prix de la location. En 1892, par exemple, l'exploitation de la fagne rapporta à la commune de Membach la somme de 32.000 Francs or.

Sur la tourbière, la Bruyère était fauchée ~~sur~~ à peine une dizaine de centimètres. On attendait, en moyenne, trois ans avant de recommencer. Ce laps de temps est court si l'on s'en réfère, pour d'autres régions, à un texte de 1789 cité par Ph. Gerard (1951) : « Aucun manant ne pourra..., ni y scier la bruyère avant 10 ans de croissance ». Il paraît évident qu'après seulement trois ans de croissance, la « scie » n'était plus nécessaire.

Les faucheurs s'installaient, en familles dans des cabanes (Lôdjes) construites dans la forêt (dans le Geitzbusch, par exemple) et restaient parfois plusieurs semaines sur place pour terminer le travail. La récolte était évacuée par des charriots attelés de bœufs, et des pistes secondaires complétaient les chemins énoncés plus haut : témoin, cette piste qui quittait la Soor à la lisière de l'Hertogenwald puis traversait la fagne en ligne droite jusqu'au setchamps du Geitzbusch (~~Carte II~~). Au village, les gros tas de litière s'entassaient contre les murs des fermes jusqu'à leur faîte.

La zone actuelle de fauchage de la Molinie, en bordure des setchamps donne une bien faible idée des exploitations de jadis.

Cette litière était destinée au bétail, pendant l'hiver. L'été, les troupeaux, conduits par des bergers communaux, paturaient les clairières de la forêt et les landes sèches (G. d'Alviella, 1927). La tourbière, dangereuse pour le bétail en liberté n'était pas foulée (R. Bouillenne, 1955). En 1718 il existait 4 herderies, à Hattlich, Robinette, Porfays, Schoristène. C'étaient des sortes de fermes affectées à l'élevage du bétail et où venaient camper les herdiers ou pâtres. Ceux-ci mettaient le feu pour avoir des pâturages ou plus souvent dans le but de priver momentanément le voisin d'herbages. Ces herderies furent supprimées en 1770 (G. d'Alveilla 1927-Quairière 1939). Signalons, pour mémoire, qu'une entreprise temporaire de pacage de moutons fut réalisée en 1913 et 1914.

Nous constatons donc que si l'action de l'homme a été multiple

sur le territoire de la fagne que nous avons délimité, elle s'y est manifestée surtout sous la forme d'un stiernage intensif. Il est probable même que, ce territoire, appelé la « Duqué » par les habitants de Jalhay-Sourbrodt parce qu'il se trouve en bordure de la forêt du Duc (Hertogenwald : Duché de Limbourg), fut, parmi les fagnes du Haut plateau, l'une de celles qu'on exploita sans restriction.

Quelles étaient les limites anciennes de cette vaste fagne ? La carte levée par le Comte de Ferraris en 1778, correspond avec beaucoup d'exactitude à celle dressée par l'Avocat de la Saulx en 1780 (l'une est-elle copie de l'autre ?). La carte de Ferraris donne, en plus d'un hachuré soulignant le relief, la distinction entre « fagne mouillée » et « fagne sèche » (1). La limite sud de l'Hertogenwald passe en quelques endroits dans le territoire que nous avons délimité et exploré. (Voir carte III). Une comparaison entre la carte de Ferraris et la carte de l'assise tourbeuse que nous avons dressée à la suite de nombreux sondages, montre que les « fagnes sèches » correspondent le plus souvent aux parties tourbeuses de faible puissance (0-50 cm de tourbe). Sur la carte de Ferraris, la forêt est en général séparée de la « fagne mouillée » par une bande de « fagne sèche » qui s'insinue par place profondément à l'intérieur du massif forestier.

Ce découpage de la limite sud de la forêt de l'Hertogenwald, s'explique facilement par l'exploitation abusive de la forêt et pourrait être une expression directe de sa régression, qui se manifeste incontestablement jusqu'aux environs de 1770. (2)

---

(1) Dans le mémoire annexé à la carte de Cabinet du Comte de Ferraris, nous retenons ce paragraphe qui pourrait définir le terme « fagne mouillée » : ... si ce n'est quelques bruyères assez spacieuses vers le sud; mais elles sont tellement aquatiques, qu'il est dangereux de les traverser.

(2) *D'après G. d'Alviella* (1927) : le territoire appelé Hertogenwald, d'une superficie de 12.424 bonniers (env. 16.000 hectares — le bonnier = env. 1 Ha 25 ares) comportait, en 1631, 4.800 bonniers de hautes futaies de hêtres, 4.624 bonniers de mauvais taillis *sous futaies*, y compris chemins et bruyères; 3.000 bonniers de fanges et plateaux marécageux.

En 1771, sur la superficie de 12.424 bonniers, il y a 6.400 bonniers « perçus en bois » dont 2.500 B. (env. 3.125 Ha) dont les arbres ont le pied dans l'eau; 6.024 b. de places vagues et fanges.

Donc en 140 ans :

1) les 9.424 bonniers (env. 11.800 Ha) de forêts en futaies et de bruyères (opposées à fanges, vagues et plateaux marécageux) se sont transformés en

Fig. 1 — Le grand drain ouvert en 1946.

Fig. 2 — Erosion remontante d'un drain.

Fig. 3 — Le début du cañon de la Soor actuelle.

Fig. 4 — Le fossé d'Eupen, mai 1948. Ravinement.

6.400 bonniers (env. 8.000 Ha) réellement boisés dont 2.500 b. ont le pied dans l'eau. « Ils croissent lentement, ils ne prennent jamais de grosseur, ils se couvrent de mousses, sont rabougris et peu estimés des acheteurs. Après la coupe, les étocs pourrissent et les vagues s'étendent de plus en plus ».

2) En 1771, « l'auditeur de la Chambre des comptes,... trouve le Vorst (autre forêt du Duché de Limbourg), vague pour un tiers, rempli de marais; qu'il peut estimer à 8.000 bonniers l'étendue des places vagues et des fagnes de Vorst, Stoel, et de l'Hertogenwald, dont 6.024 pour cette dernière forêt seule, alors qu'il ne devait s'en trouver que 3.000 bonniers, un siècle auparavant ».

Le recul de la forêt s'explique :

a) par l'abus de la coupe du bois.

« Aucun règlement ne fixe la contenance de la coupe annuelle; on s'en tient à la routine, à un long usage établi qui est comme s'en suit : on a coutume de layer annuellement dans la forêt d'Hertogenwald 90 bonniers et 300 verges répartis en différents endroits. En plus, certains cantons entiers de *bois éloignés, destinés à être charbonnés* par les étrangers lorsque l'exportation en est permise. Ces cantons, y compris celui que l'on coupe pour les besoins de la Calamine, sont d'environ 40 bonniers »... « En fait, on coupait, entre 140 et 250 bonniers par an ».

Or, « quand *le charbonnier* a acheté un canton, il n'examine point si dans sa coupe, il y a des arbres propres au charronnage, aux bâtiments, à l'agriculture, aux douves des tonneaux, à des lattes, chevrons, solivaux, etc..., il *met toute sa partie à blanc étoc* et réduit, indifféremment le tout en charbon. Le teinturier, le drapier, le maître de forges, font de même, quand ils charbonnent. Or il faut du charbon. Les cantons à convertir en charbons, ne doivent pas être aussi âgés, aussi volumineux, aussi beaux que ceux où achètent les détaillants ou marchands échantillonneurs ».

b) par le pillage de la forêt.

« De tous les pays limitrophes, mais principalement du Ban de Montjoie et de la Principauté de Liège, *une armée de délinquants se jetait sur la forêt*, avec charrettes attelées de chevaux, avec charriots trainés par des bœufs, en bandes armées organisées pour éviter toute surprise de la part des forestiers ». « Sur une période de neuf mois, les forestiers de l'Hertogenwald constatèrent dans cette seule forêt, des vols de bois comportant 247 charrettes, 648 charges à dos et 238 pièces de toutes espèces et de toutes essences, et on estimait au quadruple de ces quantités le bois réellement volé, parce que la plupart des délits n'étaient pas découverts ». A un certain moment, les Liégeois avaient ainsi accumulé du bois volé dans l'Hertogenwald, en un tas ayant la hauteur d'une maison, au bord de la Gileppe, sur leur territoire. Ils venaient ensuite le chercher à leur aise. D'ailleurs les forestiers du Duché de Limbourg avaient décidé de *couper à la révolution de 20 à 25 ans, au lieu de 40 ans, les bois des cantons situés sur les frontières du pays, qui étaient fort exposés par leur situation, aux délits.*

En résumé, les bois éloignés des villages du Duché de Limbourg, de Membach, d'Eupen, sont, soit mis à blanc étocs pour être charbonnés, soit exploités afin de devancer les vols qui étaient importants à ces époques. Ces vols selon nous étaient favorisés, à la lisière sud de l'Hertogenwald par la présence d'une fagne « sans maitre » et par l'existence des voies d'accès relativement utilisables. Si nous ajoutons, à ces déprédations les incendies provoqués ou non par les herdiers, et le fait que « le stiernage, ..., « lorsqu'il se pratiquait dans le bois, était absolument néfaste à la régénération des clairières et des vagues par le semis naturel ou artificiel ou par la plantation » ....., le recul de la forêt, souligné par les rapports de 1631 et 1771 s'explique aisément.

Il est probable que ce recul s'est manifesté, dès avant le 17me siècle, bien que nous ne disposons pas de chiffres à ce sujet. Dès lors, la lisière de l'Hertogenwald devait, initialement remonter à plus haute altitude.

Les sondages que nous avons faits ont révélé en maints endroits, sous la couche tourbeuse épaisse en moyenne de 30 à 40 centimètres, un horizon humifère voisin dans sa structure et sa couleur des types d'horizons humifères forestiers. La limite de la zone 0-50 cm de tourbe marque grosso-modo, selon nous l'extension naturelle de la forêt. L'îlot forestier de Durhet, sur la ligne de faîte séparant les eaux du cours supérieur de la Soor, de celles s'écoulant directement dans la vallée moyenne de cette même rivière est dans le prolongement rigoureux d'une apophyse de l'Hertogenwald, bien marquée sur les cartes de Ferraris et de de la Saulx. (Cartes II et III). Nous avons retrouvé les vestiges de cette apophyse au sein des plantations de résineux. Nous pensons donc que Durhet faisait partie intégrante de l'Hertogenwald et qu'il devait en être l'ultime limite vers le Sud car en amont l'assise tourbeuse est puissante et repose directement sur une argile blanchâtre, imperméable.

A la fin du XVIIIme siècle, l'aspect de la région est donc le suivant : l'Hertogenwald dégradé à sa périphérie, particulièrement du côté de la haute fagne, est circonscrit par de larges surfaces de landes, faiblement tourbeuses, mais praticables; elles sont parcourues par des chemins et stiernées. Au creux des deux amphithéâtres décrits plus haut, se trouvent des marécages que Ferraris localise dans sa carte et qu'un rapport de 1771 appelle « Hautes fagnes ». « L'eau y est tellement obstruée que ce sont comme des

marais impraticables, où l'on ne peut aller même à cheval, qu'au péril de sa vie ». (d'après G. D'ALVIELLA 1927). Il s'agit là d'une description probablement exagérée, émanant d'ailleurs d'un étranger à la région. Le rapport d'un habitant des villages fagnards eut certainement été plus près de la vérité. Cependant il est remarquable que sur les cartes déjà citées, on ne voit aucun chemin dans cette zone comprise entre les deux voies Jalhay-Montjoie, l'une par le Noir Flohay, l'autre par Durhet. Cette zone correspond en majeure partie aux deux puissantes assises tourbeuses qui s'étendent de Brochepierre au Rond buisson. Il est difficile d'imaginer que cette zone marécageuse ait pu être stiernée comme la « fagne sèche ». Comment expliquer dès lors qu'un siècle plus tard, nous ayons la preuve formelle du fauchage de la tourbière ?

* * *

DE LA FIN DU XVIII^me^ SIÈCLE JUSQU'A NOS JOURS

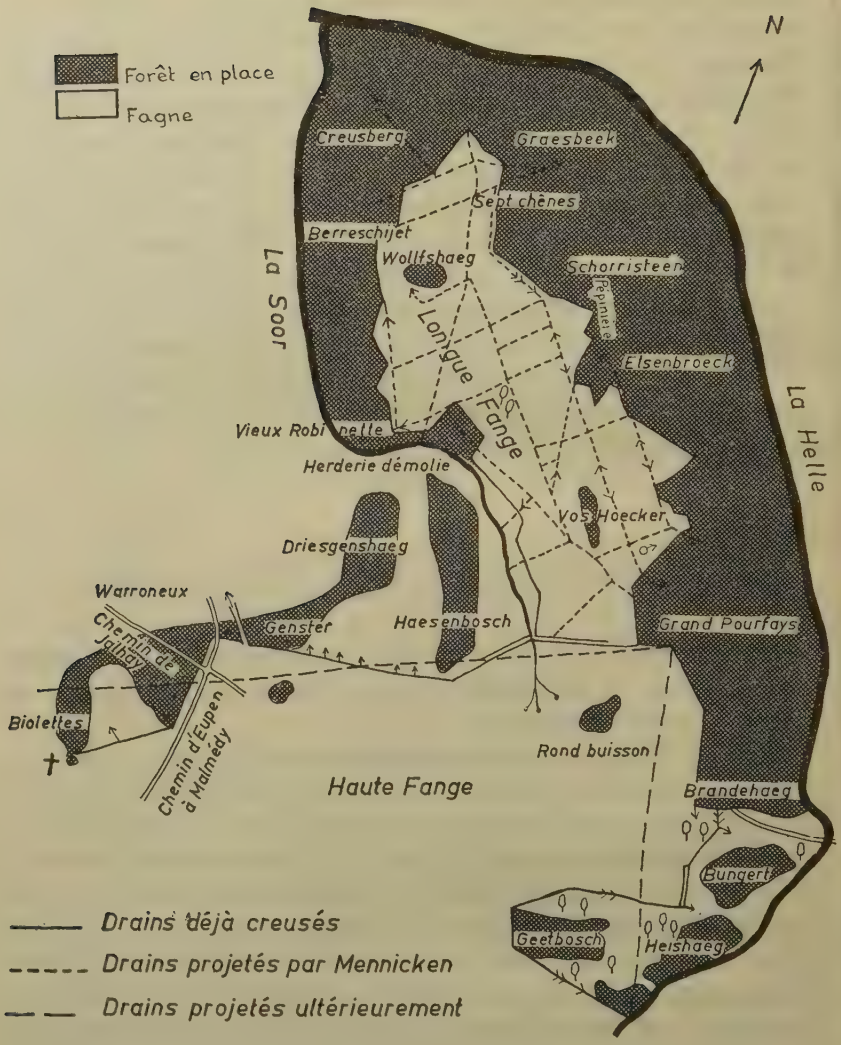
C'est au milieu du XVIII^me^ siècle que les autorités compétentes commencèrent à réagir efficacement devant la dégradation progressive de l'Hertogenwald.

« Dès 1760, on s'était occupé de repeupler les vagues, les bruyères, la fange elle-même, assainie ». (G. D'ALVIELLA).

Des crédits, de plus en plus considérables ont été accordés par l'Administration centrale sous le Gouvernement autrichien de Marie-Thésèse pour la mise en valeur du territoire. On a creusé un fossé pour séparer la Haute Fagne de la Longue Fagne, enclavée dans l'Hertogenwald. On a fait des fossés et rigoles dans la Longue Fagne et dans les fanges d'Hestreux et de Moheux. (Voir plan annexé au projet de déssèchement de la Longue Fagne, dressé par l'Arpenteur Mennicken en 1779 (Voir carte IV).

En effet, l'expérience a montré que « pour ainsi dire tous les plantis que l'on a fait sont à pure perte, puisque sur cent plants, c'est beaucoup si un seul a réussi ». (G. D'ALVIELLA 1927).

Le résultat de ce programme se résume donc en un mot : assèchement. Aux environs de 1790, à la fin de l'ancien régime, le réseau de fossés sillonne l'Hertogenwald et vidange les nappes d'eau. Le creusement d'un grand fossé est entrepris à partir d'un



IV. — Carte géométrique et figurative de Mennicken — 18 juillet 1779 — du contour de la longue Fange.

Cette carte a été établie « à l'effet des fossés et rigoles pour dessécher non seulement la dite fange mais aussi les parties des bocages de Wolffshaeg, Vos Hoecker et Vieux Robinette y enfermées, et celles des endroits y contigués », Berreschijet, Creusberg, Graesbeek, Schorristeen, Elsenbroeck; « submergées par les eaux descendantes de tous côtés de la dite fange et suffoquées par les grandes mousses en issues... ».

Copie prise aux Archives du Royaume : Cartes et plans manuscrits.

coude de la Soor à 430 mètres d'altitude, il s'enfonce dans les marécages des environs de Drossart : la fange de Moheux. Le fossé qui sépare la Longue Fagne de la Haute Fagne doit avoir eu une influence sur cette dernière. Le marais impraticable où « l'eau est tellement obstruée » (G. d'Alviella) se voit progressivement privé de ces nappes d'eau libre et si la tourbière est encore dangereuse pour le bétail, elle l'est moins pour le sterneur. La période qui va de la fin du régime autrichien à l'avènement de l'indépendance belge est marquée par la tourmente révolutionnaire et par les invasions françaises. Innombrables sont les procès verbaux pour la période révolutionnaire de 1790 et ils attestent par la fréquence des délits et par leur gravité, un esprit de rébellion et de pillage chez le paysan et l'ouvrier, inséparable de tout affaiblissement de l'autorité et de l'état d'anarchie » (G. d'Alviella 1927).

Les temps sont durs; l'exploitation de la fagne s'intensifie, elle s'étend progressivement à la tourbière. Chaque année, on cherche de nouvelles surfaces à faucher et l'on en arrive à faucher tous les deux à trois ans, une bruyère à peine haute de quelques centimètres.

* * *

Nous sommes *au milieu du XIX*me *siècle* et de nouveaux problèmes se posent. Ils sont d'ordre hydrologique. Des travaux sont entrepris afin de détourner artificiellement l'écoulement naturel des eaux et de capter les réserves sortant des hautes tourbières. Ils ont été continués jusqu'à nos jours mais avec des programmes différents, tantôt favorisant Eupen et le bassin de la Soor, tantôt la Gileppe et son réservoir constitué en 1878. Ils ont été possibles comme nous l'avons dit par la proximité des bassins de la Soor moyenne et de la Gileppe et par la présence d'un interfluve peu marqué à la sortie des tourbières.

Le premier fossé exécuté à partir d'un coude de la Soor à l'altitude de 430 m, et prolongé en remontant recoupait en partie le bassin hydrographique naturel de la Gileppe. Il captait les eaux en faveur d'Eupen (Le Fossé d'Eupen, Fig. 4).

En 1890, sur le territoire de la commune de Jalhay, un autre fossé fut creusé afin d'amener à la Gileppe toutes les eaux des tourbières du grand amphithéâtre de l'Ouest : c'est le fossé Bovy.

Prolongement artificiel de la Gileppe, il fut une parade destinée à ramener à la Gileppe l'eau détournée par le fossé d'Eupen. Ces remaniements alternants provoquèrent des discussions internationales entre les usagers belges des eaux de la Gileppe et les habitants allemands d'Eupen. Ils amenèrent des modifications importantes du sol du Warroneux supérieur ainsi que du régime des eaux dans cette partie de la fagne. La carte de l'I. C. M. de 1900 renseigne le fossé Bovy comme affluent cette fois du fossé d'Eupen !!! (Carte I).

Mais plus tard en 1946, le besoin en eau toujours croissant du barrage de la Gileppe amena le détournement d'une partie du bassin hydrographique de la Soor. Un grand drain collecteur fut creusé depuis le Noir Flohay vers Durhet puis vers le fossé Bovy. En outre, l'amont du fossé d'Eupen fut raccordé au bassin de la Gileppe par un drain profond, qui partait du pont de la Genêtre (lequel fut obturé par un mur, et muni d'une vanne en cas d'afflux excessif d'eau). Ces deux interventions augmentèrent sensiblement l'apport des eaux de tourbières dans le bassin de la Gileppe. (Voir, pour le grand drain, Fig. 1).

Enfin, des travaux plus importants (1949 à 1952) furent réalisés qui permettent actuellement d'envoyer les eaux de la Soor elle-même (2.000.000 de mètres cube d'eau par an) dans le lac de la Gileppe, par un tunnel de captage établi sur la Soor à l'altitude de 370 mètres.

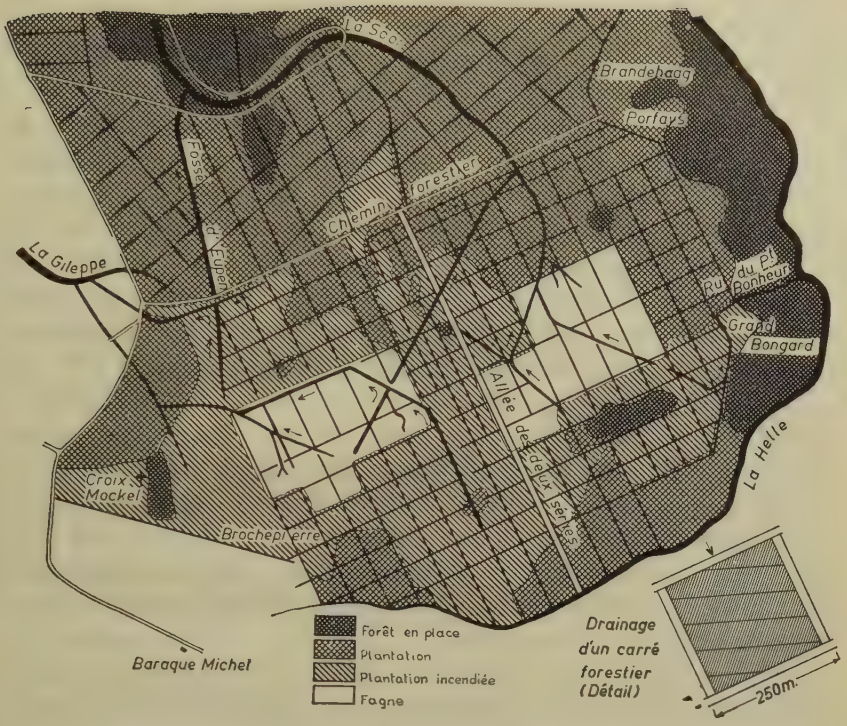
* * *

L'Administration forestière belge a entrepris le repeuplement de l'Hertogenwald par la plantation de résineux.

En 1853, le Geitzbusch et le Noir Flohay furent plantés de *Pinus silvestris*.

Ceux-ci furent très fortement endommagés par l'hiver extrêmement rigoureux de 1895; de nombreux arbres périrent et ceux qui restèrent souffrirent sévèrement. L'introduction de *Pinus silvestris* fut abandonnée. Ce premier essai laissé tel quel en place permet encore à l'heure actuelle, de voir les troncs déformés, cassés et tortueux et de constater que *Pinus silvestris* ne supporte pas une forte accumulation de neige.

C'est ensuite que commença une vaste campagne de boisement au moyen d'un autre Conifère, *Picea excelsa* dont les premières plantations furent réalisées dans l'Hertogenwald et s'adossèrent



V.— Copie de la carte de l'I. C. M., 1925, revue par la Station Universitaire.

aux forêts de feuillus existantes. Il est remarquable que la limite des forêts de feuillus n'a guère varié de 1772 (Ferraris) jusqu'à ce moment (1900, I. C. M.); Les pessières remontèrent progressivement les pentes vers les fagnes et avaient atteint la route de Porfays, lorsqu'en 1896, un incendie en ravagea 600 hectares. Les pessières incendiées furent reconstituées. La forêt de feuillus fut aussi entamée par leur extension (voir carte V). Un drainage important et serré a cette fois accompagné l'enrésinement (comparer cartes IV et V).

La région au nord du chemin forestier de Porfays finit ainsi par être boisée entièrement. Les zones de fauchage diminuèrent parallèlement en étendue mais le foin continua à se faire sur les tourbières dont l'accès fut amélioré par suite de l'achèvement dès 1856 de la grand route Eupen-Malmédy et plus tard de l'embranchement dès 1856 Verviers-Jalhay aboutissant à Belle Croix. Le chemin de vidange du Noir Flohay est rechargé en deux endroits

avec les pierres de la Via Mansuerisca, probablement par les forestiers de Drossart qui y exploitaient la tourbe. De plus l'assèchement est accentué par le creusement de quelques grands fossés (carte I).

Mais en 1902 les tourbières de la fagne des Deux Séries, dans les deux amphithéâtres de la Soor et de la Gileppe furent mises en chantier de plantations et dès lors le fauchage est de moins en moins étendu car il ne peut être pratiqué, afin de ne pas mettre en danger les plants d'épicéas. Le fauchage de la Molinie, uniquement, sera limité dorénavant dans la région à quelques coupe feu, et plus souvent dans un but d'entretien que de récolte d'un foin considéré, par tous comme étant de mauvaise qualité.

La technique d'assainissement en vue de plantations fut la suivante : on divisa toute la surface, en carrés ou rectangles de 250 mètres de largeur. Ceux-ci furent séparés par des coupe feu, et bordés par des drains collecteurs. Plusieurs canaux longs et rectilignes, recoupent les drains collecteurs; ils furent raccordés au système hydrographique naturel (carte V). La Soor elle même fut rectifiée et prolongée vers l'amont. Une superposition de la carte de Ferraris et de la carte de l'I. C. M. (1900) montre que le lit actuel ne correspond pas au lit ancien. L'étude de photos prises d'avion (10.000 e), d'une part et de la végétation, d'autre part, nous a permis de vérifier cette modification dans le trajet suivi par la rivière. Le lit ancien de la Soor, indiqué sur la carte de Ferraris (1772) se marque actuellement sur le terrain et sur la photo aérienne par un léger vallonnement. Quelques bouleaux jalonnent ce trajet, reliés entre eux par quelques cariçaies, où se devine et s'entend plutôt qu'il ne se voit, un mince et sinueux filet d'eau. La Soor actuelle prend naissance brusquement à l'endroit même où l'assise tourbeuse est la plus épaisse, et coule dans un cañon impressionnant (Fig. 3). Des blocs de tourbe arrachés aux flancs du fossé témoignent de l'agressivité de l'érosion remontante qui sévit à cette source artificielle, qui n'est en somme que le point de ralliement des fossés collecteurs drainant une surface d'environ 100 Ha.

Au moment de la plantation, chacun des carrés ou rectangles fut découpé en un réseau de drains, creusés tous les cinq mètres et formant un angle de 45° avec la plus forte pente (voir aspect de ces carrés dans la légende de la carte V). Ce travail semble avoir duré longtemps. Une cabane fut construite à Durhet en

1909 par les ouvriers forestiers. Ceux-ci semèrent du seigle sur le terrain du setchamps après l'avoir enrichi en engrais vert par des semis de *Sarothamus scoparius*. (Il en a été de même à Porfays). Au Geitzbuch, l'humus forestier était recueilli et mélangé à de la tourbe en vue de constituer un compost dont étaient enrobées les racines d'épicéas au moment du repiquage.

De grands incendies en 1911, 1919 et 1920 ravagèrent toute la région (776 hectares). Ces incendies ne détruisirent pas l'assise tourbeuse. Les jeunes pessières ont été pratiquement éliminées; il reste aujourd'hui, quelques arbres vivants de ci de là, mais la végétation naturelle, s'est transformée profondément par suite non seulement, du passage du feu, mais aussi de la persistance des drains.

Les plantations n'ont pas été recommencées, bien plus elles ne furent pas achevées, là où les coupe-feu avaient été tracés déjà mais où le repiquage et le drainage correspondant n'avaient pas encore été effectués. Cet abandon correspond à une promesse faite par le Directeur général des Eaux et Forêts, Mr Crahay, de protéger dorénavant ce territoire de fagne. Promesse qui fut entérinée officiellement en 1935, par le Directeur Général Mr Drumeaux.

* * *

Nous avons tenu à rappeler, le plus brièvement possible, les divers événements qui se sont succédés sur le territoire qui nous intéresse. Il était nécessaire, dans l'examen de l'état actuel de la végétation, de connaître la part qui revient aux modifications anthropiques anciennes.

Pour terminer cet historique, nous ne passerons pas sous silence, le fait que la Soor s'est rendue tristement célèbre par l'ampleur et la brusquerie de certaines de ses crues. La dernière en date est celle de 1952; elle a causé la mort de sept ouvriers qui travaillaient au tunnel Soor-Gileppe. Une autre crue, presqu'aussi forte a été décrite par l'inspecteur principal des Eaux et Forêts de Verviers, Mr Quairiere. Elle s'est produite en 1936. La crue, la plus ancienne dont nous avons retrouvé la trace eut lieu en 1894.

Nous discuterons ultérieurement la question de savoir si les crues extrêmes de la Soor proviennent, comme Mr Quairiere le pense, de l'existence de tourbières actives dans l'amphithéâtre de ses sources de cette rivière ou si, au contraire l'explication ne résulte pas du fait que ces tourbières, ont été drainées par un réseau multiple et profond de drains, établis en vue de plantations.

Station Scientifique des Hautes Fagnes
et Laboratoire d'Ecologie de l'Institut de Botanique

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. J. Bastin : La via mansuerisca. *Antiquité classique;* 1934 Liège.
2. M. Boudru : La réserve Naturelle dans les Hautes-Fagnes de Belgique, *Bull. de la Soc. centrale forestière de Belgique,* 1937.
3. R. Bouillenne : Altération dans les tourbières de Haute Belgique en rapport avec les plantations de résineux *CR. A. F. A. S.* 1939.
4. R. Bouillenne : Ne compromettons pas les équilibres naturels. *Ch. Vinche,* Verviers 1947.
5. R. Bouillenne : Le futur Parc National des Hautes-Fagnes. *Bull. Assoc. « Amis de la Fagne »* 1, 1938.
6. R. Bouillenne, M. Bouillenne-Walrand, S. Defossez et coll. Les Viviers du plateau de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. des Sci. de Liège* 1937.
7. R. Bouillenne : Les eaux des tourbières de la Baraque Michel. *Ann. Soc. Géol. Belg.* T. 57, p. 79-88, 1934.
8. R. Bouillenne : Facteurs climatiques et tourbières. *Ann. de l'école nationale d'agr. de Montpellier,* T. 29. Fasc. 3 et 4, 1954.
9. P. Bourguignon : Associations minéralogiques des limons et argiles des Hautes Fagnes. *Ann. Soc. Géol. Belg.* T. 77, 1953.
10. F. Cramer : Die Römer in der Eifel. « *Eifel Festschrift zur 25 jährigen Jubelfeier des Eifelvereins* » p. 222 et Hagen, o. c., p. 272.
11. Fauchant : Excursions historiques en fagne. *Cahiers ardennais* 1949, 9 et 10.
— : Cartes historiques. *Cahiers ardennais,* 1950.
12. J. Feller : Toponymie de la commune de Jalhay, Liège 1936.
13. S. Pyre : Etude de géographie humaine dans les limites de la commune de Jalhay. *Mémoire licence géographie,* 1947.
14. Cl. Quairière : A propos d'une crue de la Soor. *Bull. Soc. Centr. Forestière de Belgique.* VI, 1936.
15. Cl. Quairière : l'Hertogenwald. *Bull. As. Roy. Vieux Liège,* 1939.
16. J. S. Renier : Histoire du Ban de Jahlay, p. 32, 1905.
17. Schuermans : Anciens chemins et monuments dans les Hautes Fagnes, Liège 1886.
18. F. Toussaint : La via Mansuerisca et la Villa Royale de Waismes, *Folkl. Stav. Malmédy, St Vith,* T. 9. 1939.
19. F. Toussaint : Xhoffraix. « *La semaine* » *Malmédy* — 27/2/37 au 18/9/37.
20. B. Willems : *Ostbelgisch Chronik.* Band I, 1948; Band II, 1949.

27381 Ceuterick

ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION DANS UNE TOURBIÈRE HAUTE DU PLATEAU DES HAUTES FAGNES APRÈS 20 ANS (FAGNE WALLONNE),

PAR

R. BOUILLENNE,
Professeur à l'Université de Liège.

ET

M. STREEL,
Assistant à l'Institut botanique de l'Université de Liège.

A la suite d'un long séjour à la Station scientifique de l'Université de Liège, dans les Hautes Fagnes belges, L. Tinbergen (1940) a publié un mémoire remarquable sur l'évaporation de la végétation de la tourbière de la fagne wallonne. Son étude comportait une analyse quantitative de la végétation de cette tourbière. Les documents de cette analyse avaient été utilisés pour déterminer l'emplacement des appareils de mesure. La carte publiée par Tinbergen, en 1940, ne donne que les informations nécessaires à la justification du choix de ces emplacements.

Cependant l'analyse quantitative de la végétation fut réalisée par lui avec une grande précision. Les notes de l'auteur ont été conservées. Elles méritent de retenir aujourd'hui notre attention car elles rendent compte fidèlement de l'état de la végétation. Elles peuvent

Repris du Vol Jubilaire publié en l'honneur du Prof. Walter ROBYNS - Bull. du Jardin Botanique de l'Etat - 1957 .

de la végétation de la tourbière de la Fagne wallonne que l'un de nous a été amené à réaliser en 1957.

En quoi consistent ces notes ?

Elles comportent la représentation, à l'échelle 1/100, de 161 carrés de 2 × 2 mètres, délimités systématiquement, à l'intervalle de 10 mètres, dans la végétation de la tourbière.

Les dessins de ces carrés précisent la répartition de quelques espèces de Sphaignes, des « Schlenken », des Éricacées, de *Narthecium ossifragum*, de *Scirpus caespitosus*, etc..., qui s'y trouvaient. Tinbergen a tiré de chacun des dessins le pourcentage de *Sphagnum papillosum*.

Les emplacements de ces nombreux carrés sont indiqués sur la carte (fig. 65). Dans ses notes manuscrites, Tinbergen fixe le point de départ et l'orientation des différentes « lignes d'inventorisation »; ce qui permet de les localiser aujourd'hui avec précision.

* * *

Des témoignages du passé d'un tapis végétal sont rares. Il ne faut point manquer de les mettre en valeur lorsque, comme c'est le cas ici, on a l'occasion d'avoir sous la main des documents établis avec une scrupuleuse exactitude. C'est dans cet esprit que nous avons entrepris l'étude comparative des aspects anciens et actuels de la végétation de la fagne wallonne.

Nous n'avons pu évidemment retrouver l'emplacement et l'orientation exacte de *chacun* des carrés; mais nous pouvons affirmer cependant que le trajet suivi est identique et que l'erreur probable sur la distance qui sépare nos carrés de ceux de Tinbergen ne dépasse pas 10 m sur les 490 m que nous avons parcourus. Or, nous allons voir que la végétation a évolué, en vingt ans, d'une manière telle que cette erreur est négligeable.

Nos observations ont porté spécialement sur la ligne d'inventorisation traversant la tourbière de part en part, d'ouest en est et passant à quelque 50 mètres au sud du cirque d'érosion qui s'amorce vers la rivière Helle (voir fig. 65). Sur une longueur de 490 m, Tinbergen y avait étudié 50 carrés de végétation. Indiquant la superficie couverte par *Sphagnum papillosum, S. molluscum*, les « Schlen-

(1) Ce travail a été effectué par Tinbergen en juillet 1938. L. Tinbergen, Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les Hautes Fagnes de Belgique. *Mém. Soc. Roy. Sciences Liège*, IV (1940).

nigrum, il renseigne aussi l'étendue d'un groupe de plantes formé d'*Eriophorum vaginatum* et d'Éricacées, avec ou sans Sphaignes. Ce groupe nous paraissant être un complexe de plusieurs biotopes, et les Sphaignes n'ayant pas été déterminées par lui, nous n'avons pas pu faire intervenir ces surfaces dans la comparaison.

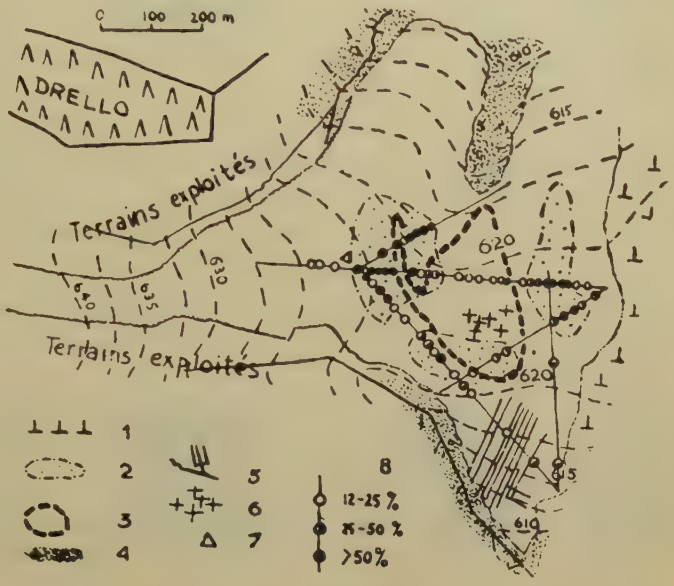


Fig. 65. — La Fagne wallonne en 1938.

1. surtout *Molinia;* 2. endroit où *Sphagnum papillosum* est le plus abondant; 3. endroit où la tourbe a plus de 5 m d'épaisseur; 4. drain naturel; 5. courant d'eau et fossés de drainage; 6. endroits où les surfaces de tourbe nue sont le plus abondantes; 7. emplacement des appareils de mesure, sous tente, et lieu des observations météorologiques; 8. ligne d'inventorisation avec le pourcentage de *Sphagnum papillosum* présent dans les carrés.

(Tinbergen 1940.)

La figure 66 met en parallèle les observations de Tinbergen et les nôtres. Nos carrés précisent en plus les surfaces occupées par *Sphagnum recurvum*, non localisées par Tinbergen bien qu'il en ait signalé la présence sur la tourbière. Nous représentons également les plages occupées par *Sphagnum medium*, non signalé par Tinbergen qui décrit les zones de fortes activités turfigènes comme formées en totalité par *Sphagnum papillosum*. Il dit : « L'identité de

» cette espèce a souvent été contrôlée. Sur 96 échantillons reconnus
» sur le terrain comme appartenant à la tribu des *Cymbifolia*, 95 ont
» été déterminés, après examen microscopique, comme étant *Spha-*
» *gnum papillosum* ».

Voici les faits qui se dégagent de cette comparaison.
Les carrés de 1 à 50 montrent :

a) *de 1 à 7*, la disparition des « Schlenken », la diminution de *Sphagnum papillosum*, en rapport avec l'installation de *Sphagnum medium;*
b) *de 8 à 12*, la réduction des « Schlenken », la disparition de *Scirpus caespitosus* et de *Sphagnum molluscum*, l'augmentation des *Sphagnum* de la tribu des *Cymbifolia;*
c) *de 13 à 15*, la réduction des « Schlenken » et l'augmentation des Sphaignes de la tribu des *Cymbifolia;*
d) *de 16 à 22*, la limite inchangée de *Narthecium ossifragum*, la diminution des « Schlenken », l'augmentation de *Sphagnum papillosum;*
e) *de 23 à 30*, la limite plus ou moins inchangée de *Narthecium ossifragum* (à 10 mètres près, ce qui est dans l'ordre de grandeur des erreurs de localisation) ; la disparition des « Schlenken », de *Scirpus caespitosus* et de *Sphagnum molluscum*, une faible augmentation de *Sphagnum papillosum;*
f) *de 31 à 34*, la disparition des « Schlenken », de *Scirpus* et de *Sphagnum molluscum;* l'augmentation des Sphaignes de la tribu des *Cymbifolia* y est très sensible;
g) *de 35 à 42*, la disparition des « Schlenken », de *Scirpus caespitosus* et de *Sphagnum molluscum*, une diminution des *Sphagnum papillosum* en rapport avec l'installation de *Sphagnum medium;*
h) *de 43 à 50*, une situation plus ou moins inchangée, où *Molinia coerulia* est présent.

Il en résulte que :

1) Les « Schlenken », et la végétation qui les caractérise, ont nettement regressé tandis que, parallèlement, les tapis de *Sphagnum papillosum* ont augmenté leur surface.
2) L'extension de *Sphagnum papillosum* est encore plus évidente dans la partie centrale étudiée.

3) Aux extrémités de la ligne inventoriée, là où Tinbergen signalait beaucoup de *Sphagnum papillosum*, on trouve aujourd'hui des coussins importants de *Sphagnum medium* alors que cette espèce n'est même pas signalée par Tinbergen (²).

Afin de nous assurer que cette évolution du tapis végétal n'est pas un phénomène local dans la tourbière, nous avons étudié d'autres

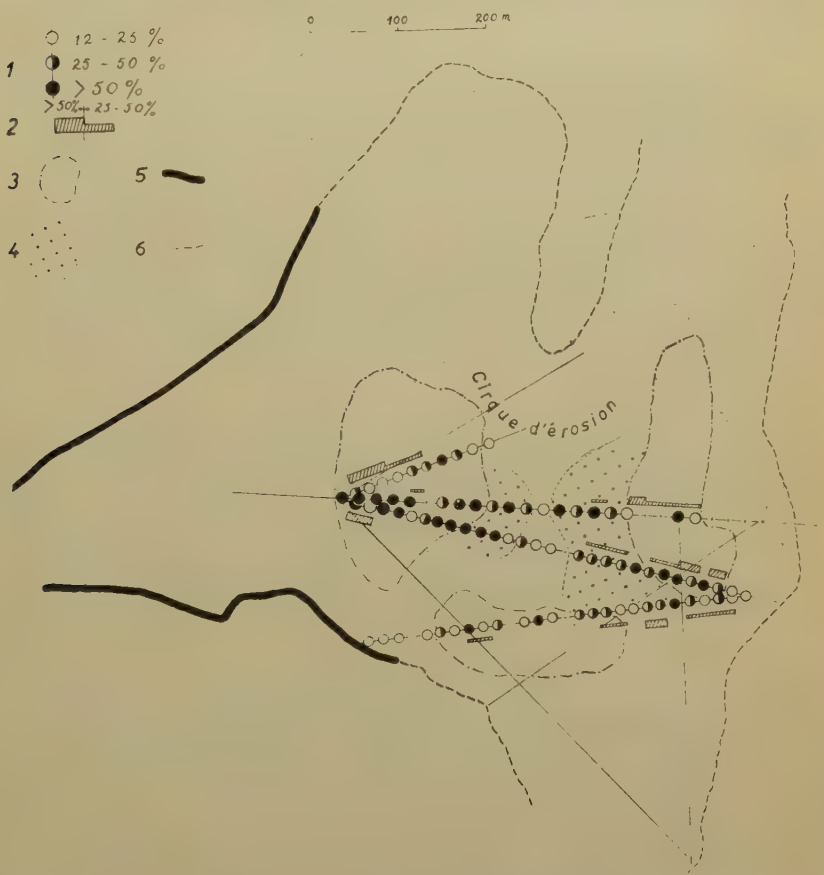


Fig. 67. — La Fagne wallonne en 1957.

1. ligne d'inventorisation avec le pourcentage de *Sphagnum papillosum* présent dans les carrés; 2. pourcentage de *Sphagnum medium* présent dans les carrés; 3. endroits où *Sphagnum papillosum* était le plus abondant en 1938; 4. endroits où *Sphagnum papillosum* est le plus abondant aujourd'hui; 5. tranche d'exploitation de la tourbe; 6. limite de la tourbière intacte.

(²) En supposant même que ce *Sphagnum* (Tr. *cymbifolia*) ait pu échapper à Tinbergen *lors de la récolte* de ses échantillons, en 1938, la densité actuelle de *Sphagnum medium* autorise l'affirmation que cette mousse est en voie d'extension.

lignes d'inventorisation dont les tracés sont reportés sur la carte (fig. 67). Tous les vingt pas, nous avons jeté un carré de 2 mètres de côté, et évalué, à l'intérieur de ce carré, la proportion des différentes Sphaignes. La carte (fig. 67) montre la répartition de *Sphagnum papillosum* et *S. medium*.

Les résultats obtenus de cette manière confirment les conclusions résultant de l'analyse précise de la première ligne d'inventorisation. Il montre en outre l'étendue actuelle de la zone riche en *Sphagnum papillosum*.

Il est remarquable que la réduction de la surface riche en « Schlenken » n'ait pas visiblement affecté la répartition de *Narthecium ossifragum* dont les limites d'extension actuelle se superposent à celles notées par Tinbergen. Ceci tend à montrer que l'existence de *Narthecium ossifragum* sur la fagne wallonne n'est pas liée directement à l'existence de « Schlenken » comme le sont *Rhynchospora alba, Sphagnum molluscum*. Signalons également que les limites de la tourbière intacte n'ont pas sensiblement varié : *Molinia coerulea* n'a pas progressé là où nous avons pu comparer nos observations avec celles de Tinbergen.

En conclusion, en Fagne wallonne, sur une période de vingt ans, la zone à « Schlenken » s'est rétrécie. Parallèlement les îlots marginaux riches en *Sphagnum papillosum* se sont déplacés vers le centre de la tourbière, cédant la place à des coussins de *Sphagnum medium*. Enfin, la répartition de *Narthecium ossifragum* n'a pas varié et il n'y a pas eu d'empiétement de la zone à *Molinia coerulea*.

Université de Liège,
Laboratoire d'Écologie de l'Institut de Botanique et
Station Scientifique des Hautes Fagnes.

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, n° 6, 1957, pp. 354-368

HISTORIQUE D'UNE FORET DU HAUT PLATEAU ARDENNAIS EN VUE D'UNE ÉTUDE PHYTOGÉOGRAPHIQUE

par Mad. LIÉGEOIS-LEMAITRE
Assistante de l'Institut de Botanique, Liège

Résumé

L'étude historique de la forêt du Ruhrbusch (versant sud du Plateau des Hautes-Fagnes) montre que :

I — Pendant de nombreux siècles (première moitié du XVe siècle) cette forêt a été une hêtraie, exploitée pour la fabrication du Charbon de bois.

II — Sa régénération naturelle se faisait aisément et les hommes, responsables de l'exploitation, veillaient à ce que cette régénération naturelle s'effectue sans entraves.

III — Le Charbon de bois était transporté vers le Nord et servait à l'industrie du fer et du laiton.

IV — La principale voie de transport était la Kupferstrasse qui passait par Rötgen, l'Ouest de Mutzenich, traversait le Ruhrbusch, la Roer, la Warche et se dirigeait vers Schoppen et Amblève.

V — D'après la comparaison avec la carte de Ferrari (1777), celle du cadastre prussien (1827) et les documents actuels, la superficie de la Hêtraie et des Fagnes avoisinantes a été diminuée des 2/3 au profit des plantations d'épicéas.

Introduction

Il existe encore sur le plateau des Hautes-Fagnes, aux frontières orientales de notre pays, quelques lambeaux de forêt feuillue, reliques de la grande forêt ardennaise qui s'y étendait jadis. Ces ilôts de feuillus sont généralement mêlés de plantations d'épicéas, mais certains d'entre eux gardent l'aspect d'une entité biologique ancienne.

Sur les conseils de Mr. le Professeur Bouillenne, nous avons entrepris l'étude d'une de ces forêts, le Ruhrbusch, qui est situé sur le versant sud du plateau des Hautes-Fagnes, à proximité des sources de la Roer. Cette forêt de hêtres de haute futaie, d'arbres groupés sans ordre apparent, percée de nombreuses clairières, avec

Présenté par Mme M. Bouillenne-Walrand.

parfois de vigoureux semis de hêtres, présentait dès le premier abord un certain intérêt botanique.

Le but de ce travail est de chercher dans le passé les éléments nécessaires pour expliquer l'état actuel de la forêt. Il ne s'agit donc pas de reprendre ici tous les arguments historiques que nous avons trouvés mais bien de mettre en évidence ceux qui nous furent utiles pour réaliser un travail de phytogéographie avec une meilleure compréhension de certains faits actuels.

La carbonisation du bois

Lorsqu'on examine le microrelief du Ruhrbusch, on s'aperçoit que les pentes sont fréquemment interrompues par des replats circulaires d'environ dix mètres de diamètre. Ces formations anthropiques sont des aires de carbonisation ou place de faulde. C'est sur ces emplacements que, pendant l'Ancien Régime, on cuisait le bois pour obtenir du charbon de bois. (v. photos flg. 1).

Les aires de carbonisation se rencontrent aussi bien dans les plantations d'épicéas que dans la hêtraie. Elles sont antérieures à l'introduction des pessières dans ce pays; elles sont très nombreuses ce qui prouve que le Ruhrbusch fut le siège d'une grande activité humaine et qu'il eut pendant l'Ancien Régime une vie totalement différente de celle d'aujourd'hui.

La cuisson du bois se pratiquait en meules. L'aire de carbonisation ou faulde était choisie proche des endroits où le charroi était facile et où l'eau était proche. Les hommes y plaçaient le bois, soit debout, en superposant deux ou trois couches, soit en dressant d'abord autour de l'axe central une petite meule de bois debout, autour de laquelle ils disposaient les bûches par couches horizontales, en les plaçant suivant les rayons du cercle. L'essentiel était de laisser le moins de vide possible. On recouvrait ensuite la meule ainsi obtenue d'une couche de dix centimètres de mousse sur laquelle on mettait environ cinq centimètres de terre. On ménageait dans le dressage de la meule et sur toute sa hauteur une cheminée centrale qui servait à l'allumage et sur tout son pourtour, à la base, des trous d'aérage.

C'est par la couleur de la fumée qui s'échappait de ces trous que les hommes étaient renseignés sur l'état d'avancement de la carbonisation.

Fig. 1 — Dans le Ruhrbusch, une ancienne aire de carbonisation.

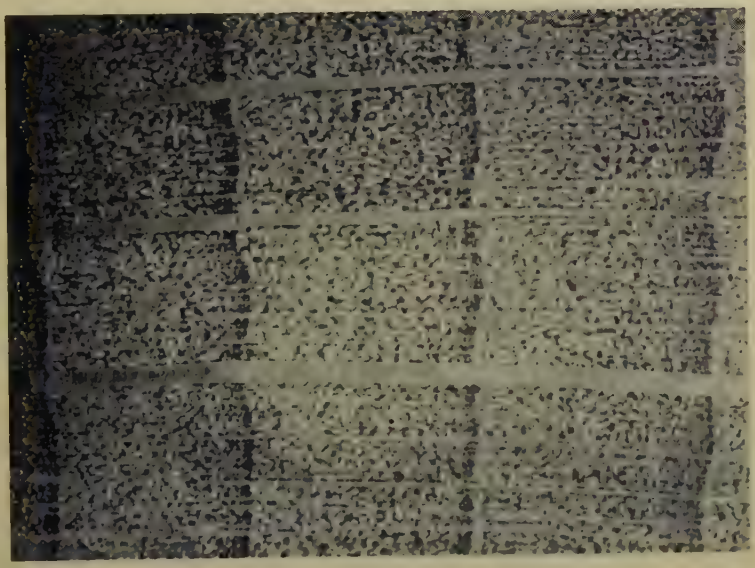


Fig. 2 — Coupe transversale dans un fragment de bois de hêtre poli, photographié en lumière rasante.

Fig. 3 — Coupe transversale dans une braise retrouvée dans une ancienne aire de carbonisation sous la surface actuelle du sol. Photographié en lumière rasante. Il s'agit d'un charbon de bois provenante d'un hêtre.

D'abord épaisse et blanche, la fumée contenant de moins en moins de vapeur d'eau devenait peu à peu bleuâtre, et indiquait par là une phase différente de la combustion (1). Dans les environs de Siegen (Allemagne) le procédé de carbonisation du bois en meule était encore employé il y a peu de temps.

La meule brûlait pendant douze à quatorze jours, puis elle était éventrée et le charbon était laissé à refroidir pendant vingt quatre heures avant d'être emmené.

Comme on sait que l'on a charbonné depuis le Moyen-Age jusqu'au XIX siècle, il nous a paru intéressant d'examiner les morceaux de braises que l'on retrouve dans les fauldes.

Ces morceaux sont parfois suffisamment conservés pour que l'on puisse retrouver la structure du bois et déterminer à quelle espèce ligneuse ils appartenaient.

Un morceau de bois frais de hêtre poli et photographié en lumière rasante avec un grossissement dix, présente l'aspect de la photo n° 2 et peut être comparé avec la structure d'une braise (photo n° 3).

On y voit parfaitement la structure du bois; les zones foncées horizontales limitant les accroissements annuels.

Les morceaux de charbon de bois doivent subir une séparation peu compliquée avant d'être examinés pour la détermination de l'espèce.

La braise, nettoyée soigneusement est placée dans de la parafine bouillante qui s'insinue dans tous les pores de l'objet et donne à l'échantillon une rigidité suffisante pour que l'on puisse polir la préparation sans écraser les parois cellulaires ni détruire la structure du bois. Le polissage s'effectue avec des papiers émeri numérotés 0, 2/0, 3/0 et 4/0.

La surface obtenue peut être photographiée dans les mêmes conditions que le bois frais. On y retrouve la structure caractéristique du bois frais, mais sous une forme squelettique.

Toutes les braises prélevées dans les aires de carbonisation du Ruhrbusch (forêt de hêtres ou plantations d'épicéas attenantes) ont été déterminées de cette manière comme étant du hêtre.

Le charbon de bois avait, dans l'Ancien Régime, une grande importance avant que l'on utilise la houille comme combustible industriel. L'industrie réclamait énormément de charbon de bois; pour la formation de 100 Kg de fer, il fallait 350 Kg de charbon de bois. Or pour obtenir 100 Kg de charbon de bois, il fallait environ

500 Kg de bois frais. Cent kilogs de fer demande donc 1500 à 1700 Kg de bois frais.

A même âge de bois, le meilleur charbon est celui de hêtre dont la puissance calorifique sert d'unité et est égale à 100 (2).

Il n'est donc pas étonnant que l'on ait eu recours aux forêts de hêtres du Haut-Plateau mais on est en droit de se demander dans quelle mesure cette industrie s'est développée dans le Ruhrbusch lui-même.

Les archives

Nous avons consulté les archives du Fonds Orange-Nassau aux Archives de l'Etat à Liège. Elles se sont révélées riches de renseignements grâce à des livres de comptes du receveur de la mayeurie ou commune de Butgenbach concernant les bois communaux (Camerforst, Camerwald). En théorie, le Seigneur foncier de Nassau avait la propriété de toutes les fagnes et forêts, mais les habitants de la commune en avaient une grande part de la jouissance.

Le Ruhrbusch actuel était compris dans les bois de Kuchelscheid, limité de la manière suivante : à l'Est le pays de Juliers, au nord celui de Limbourg qui touche lui-même au Neckel et au Pannensterz.

En 1546, les bois de la communauté de Butgenbach comprenaient Haisselt, Sleitgen, Reichelsbruisch et Kuichellscheit (ailleurs Kuischelescheit).

Haisselt se situe entre Butgenbach et Faymonville dans la commune de Butgenbach en un lieu appelé actuellement « al Hasse ». Ce bois a disparu aujourd'hui.

Sleitgen, entre Butgenbach et Schoppen dans la commune de Butgenbach a aussi disparu, de même que la presque totalité de Reichelsbruisch qui se trouvait au sud-ouest de Bullange.

Küchelscheid est donc le seul bois de haute futaie de la commune de Butgenbach qui existait au début du XVI^me^ siècle et dont il demeure des traces aujourd'hui.

En 1619, le cahier de compte spécifie déjà qu'il était « tout en faux » c'est-à-dire composé de hêtres uniquement (3).

En 1621, il est spécifié (4) :

« Il y a en la cour de Butgenbach (5) quatre bois de haulte futaie d'assez raisonnable grandeur, nommez vulgairement Camerwald et ayant noms particuliers, à savoir Hasselt, Ricalbusch Rüchelscheid (sic) et Schleidgen. Ils appartiennent nuement au seigneur et il n'y a personne parte ny aultre droict, sinon que le seigneur de Rolchausen, comme féodal audict Butgenbach, prouficte la paion de Küchelscheid quand il y en a. Le seigneur faisant la vente du bois à son prouffict et à l'exclusion du dict de Rolshausen ».

La paixon dont il s'agit était donc une fainée.

Toutes les forêts de la cour de Butgenbach n'étaient pas des hêtraies;

« Hassel, ce il consiste la plupart en nombreux chaines de peu de valeur il n'y a autre profict à en tirer que la pachon et glandée encore y croît-il lentement à cause de la froidure des faignes ». dit un compte de 1689 (6).

Le charbonnage en foret

Comme il vient d'être dit, les traces du charbonnage en forêt sont restées nombreuses jusqu'à nos jours sur le terrain du Ruhrbusch. Il importait de chercher jusqu'à quel point on pouvait en retrouver les traces écrites dans les archives.

Le premier document qui fait mention du charbonnage en forêt est la loi de Beaumont publiée en 1162 par le Cardinal Archevêque de Rheims (7). Cette loi était observée dans beaucoup de Seigneureries du Quartier wallon. Albert et Isabelle disent notamment dans une charte du 11 juillet 1606 que certaines communes demeuraient sous la loi de Beaumont « ainsy comme Ilz étaient par cy. devant ».

La loi de Beaumont ne fut abrogée que par l'ordonnace du 3 mai 1775 qui organisa sur un même pied les Justices et Administrations locales dans le Duché de Luxembourg.

L'article 50 de cette loi stipulait :

« S'aucun est trouvé en bois faisant marien ou charbon ou cendre, ou autres choses qu'il porte en estrainge lieux, fors que en nos vans, il payera dix sols, » etc.

La forêt de Kuchelscheid elle-même fut exploitée à diverses reprises pendant de longues années. Par exemple de 1538 à 1562,

soit pendant 24 ans, le droit d'exploitation en vue de charbonner fut attribué à Erasmus Schetze van Antwerpen (8).

Erasme Schetze d'Anvers appartenait à une grande famille industrielle qui eut de nombreux fourneaux et forges depuis l'an 1500 environ. Plus tard, la famille Schetz est connue sous le nom de Grobbendonck après que Gaspar Schetz fut devenu Seigneur de Grobbendonck et baron de Wesemael (9).

De 1546 à 1547, cet acte est confirmé : Kuchelscheid est « verpaicht » (verpacht = loué) par le margrave Henry à Eramus Schetze van Antwerpen (10).

En 1565, il est fait mention de « Holzkolen » (charbon de bois) dans la cour de Butgenbach (11).

La même année on parle de charbonner le Küchelscheid lui-même.

En 1556, le receveur précise que Schetze a charbonné (verkolen) et coupé (abzubauen) le Küchelscheid (12).

En 1617, les Edits d'Albert et Isabelle stipulent (13) :

Art. 116 : « Pendant le temps qu'on coupera, ameublera et cordera les Bois vendus par Cordes, ne sera permis de faire Fauldes ou dresser Fosses à Charbon, sur peine de les forfaire; et au contraire, ne sera permis de couper ni corder Bois, pendant qu'on dressera les Fauldes et cuira le Charbon ».

Art. 117 : « Défendons aussi bien expressement de faire plus d'une fosse ou place à cuire Charbon en un Arpent, et ce en un lieu sec, ouide d'Arbres et moins dommageable aux racines, à désigner par l'Arpenteur... et s'il se trouve esdits lieux places vieilles ou fosses charbonières, l'on s'en servira sans en faire de nouvelles ».

(L'arpent était de cent verges de long et quatre de large. Il équivalait à un carré de vingt verges de coté. La verge valait douze pieds. Le pied étant d'environ 0,30 cm, la verge avait 3,60 m de long. L'arpent avait une superficie de 5.144 m_1, soit environ un demi hectare ou 50 ares).

En 1677, le mayeur de la franchise de Malmédy doit couper et charbonner le reste du bois de Küchelscheid (14).

En 1777, il y eut une déclaration interprétant l'article 117 du Règlement Général des Bois de 1617. Il est dit entre autres choses : (15).

« Dans la permission que cet article accorde de pouvoir se servir des vieilles fauldes, il n'est plus dit comme pour les nouvelles

qu'elles doivent être désignées; en effet, il paraît que cette désignation serait inutile, puisque ces vieilles fauldes ne se désignent que trop d'elles mêmes par le peu de recroissance qui s'y trouve ».

En 1789, sous Joseph II on charbonnait encore ([16]).

Les coupes forestières

Au cours de la première moitié du XV^me^ siècle, on abattait journellement 200 hêtres et beaucoup de chênes dans l'Hertogenwald ([17]).

C'est en 1516 qu'il est fait mention pour la première fois d'une coupe de 200 cordes dans le bois dit Küchelscheid ([18]).

La corde était à l'époque de sept pieds de large sur six de haut et cinq de long. Le pied valant environ 0,30 m, la corde de 5,67 m³. Deux cents cordes c'était donc 1134 m³.

En 1555, Erasmus Schetze obtient la permission : « Die alten stock auszuroden im Küchelscheit », c'est-à-dire, qu'il peut déraciner les vieilles souches ([17]).

En 1559, cette permission fut renouvelée en faveur du même, pour cinq années ([18]).

En 1557-1579 : « J'ay vendu hors ledit Küchelscheit tout en faux 257 cordes de bois » ([19]) (soit 1426 m³).

En 1615 on vend successivement 100 cordes (567 m³) à un marchand de Spa, puis 1421 cordes (8.057 m³) ([20]).

Dans la farde 5 du même compte, le receveur déclare : « Par de diverses fois vendu par cestuy an (1615-1617) dix sept cents cordes de bois à Henry le long » (1700 cordes = 9.640 m³). Il ajoute qu'il a eu soin de « Laisser en nombre suffisant des arbres fructueux et croissants »

Les dégâts provoqués par de telles coupes dans toutes les forêts de la région ont alarmé les autorités. Le 17 octobre 1615, parut un édit du Conseil Provincial ([21]).

« ... Ayant derechief eu plainte de la trop licencieuse faculté, qu'on contenu aux octroys des couppes des bois de ce payx,... prions les pauvres manants de cete province de vouloir coopérer avec nous,... de n'estre plus accordé aucun abat ou vente des bois pour estre un faict de telle importance, que la postérité en criera vengeance, contre tous ceux quy auront conseillé et causé les

susdites ventes et abats des bois, beaucoup moings accorder le restablissement d'aulcunes usines, fut forges ou fournaulx, mangeans et absorbans les dits bois, à la totale ruine de ces frontières...»

En 1617, une série d'articles des Ordonnances des Archiducs tentent de réglementer les coupes (21) :

Art. 23 — « Nous avons défendu et défendons à tous de dégrader et dénaturer leurs Bois de Haute Futaye, ou de les faire couper comme on dit par coupes désordonnées et à blanc estoc...»

Art. 102 — « Sur chaque Arpent de Bois de Haute Futaye soit qu'il se vende par Arpens ou par Cordes seront laissez 32 étallons ».

Etalon = arbre porte-graines.

En 1618, on a « livré au maître de Forges Albert de Schlessin 1576 cordes hors Küchelscheid (8.931 m³) (22).

Le bois de Küchelscheid a été coupé l'an 1656 et suivants.

En 1677, « Le récepteur trouve le forst Küchelscheid, situé oindant de la faigne vers le pays de Limbourg et pays de Juliers, bonne quantité de bois, tant de reste que de Ycelui qu'est recreu depuis la dernière coupe, propre pour charbonner et faire profit rentable pour le service de Son Altesse sans incommoder le dit bois ou forest » (23).

En 1690, on charbonnait d'ailleurs encore Küchelscheid (24).

En 1734, le receveur déclare qu'on ne peut faire ni coupe, ni charbon dans le bois de Küchelscheid (25).

Les droits d'usage

Les usages qui s'exerçaient dans le Ruhrbuch consistaient principalement dans le pâturage (pacage) réglementé par le Seigneur et dans la récolte des faînes ou faînée.

La première allusion au pâturage dans la forêt de Küchelscheid remonte à 1478 et 1489 (26).

« Le 4 avril 1478, Englebert, Comte de Nassau, donne en fief à Sire Adrien de Nassau, son frère bâtard, Seigneur de Renastène et burgrave de Butgenbach le passage (sic) et l'usage dans la forêt dite Kocherscheit ».

En 1645, les habitants de Sourbrodt furent accusés de se rendre tous les dimanches dans le Ruhrbusch (dans le grand bois) pour y cueillir des faînes.

Carte n° 1
Copie
de la Carte
de TRANCHOT
(1801-1818)
d'après un
exemplaire
au 1/50.000.

« Acker geklopft mit Versaümnus des Gottes dienst ». Les faînes semblent avoir joué un rôle assez important même dans la nourriture des hommes. On les récoltait au moment de la maturité, souvent après une nuit de gel. On étendait des draps et des couvertures sous les hêtres pour recueillir les fruits. Parfois aussi on les cueillait.

Quand la récolte était abondante on la conduisait à un moulin à huile. Il y en eu plusieurs à Malmédy. Plus souvent, on les battait à domicile dans un bac en pierre. On disait tordre ou battre l'huile, de là les noms de famille « Stordeur, Destordeur, Batteu, Olligschlager ». L'huile obtenue était une huile de table et servait également à l'éclairage.

Il n'est pas fait mention des droits d'usage dans les cahiers de compte du receveur de la cour de Butgenbach. En effet, ces droits étaient consacrés par la tradition et ne faisaient pas l'objet d'un commerce; on ne prenait donc pas la peine de les mettre par écrit.

Il en est ainsi du droit d'affouage (*) et de pâturage.

Les usages aux remanents (**) et aux éhablis se louaient et n'étaient donc pas considérés comme droits d'usage, c'est pour cela qu'on en trouve des attestations dans les livres de compte.

Les cartes anciennes

Usage et transport du charbon de bois

Les coupes successives qui ont eu lieu dans la forêt de Küchelscheid, montrent combien cette forêt fut intensément exploitée au cours du XVI et du XVII siècle, malgré son isolement apparent.

Il y a donc deux problèmes à envisager :

1) A quel usage était réservé le charbon de bois?

2) Comment s'effectuait son transport?

Le charbon de bois servait principalement à l'industrie du fer et du laiton. En particulier, le laiton ou cuivre jaune s'obtenait par la cuisson directe des minerais de cuivre venant du Harz et des minerais de zinc obtenus sur place. La source de chaleur était

(*) Prélèvement dans la forêt du bois nécessaire à l'entretien du foyer ([27]).
(**) Enlèvement des souches ([27]).

fournie par le bois recueilli dans les forêts du Plateau des Hautes-Fagnes.

La carte de Gilles Martin dressée en 1603 et publiée par Abraham Ortelius dans son atlas paru en 1603 à Anvers chez Vriendts indique une série de « Molins de couvre » près de la Calamine et près d'Astenet.

En admettant que les forêts du Haut-Plateau servaient à alimenter l'industrie de la vallée de la Vesdre, il convient de savoir par quel moyen se faisait le transport.

La carte de Tranchot, colonel, ingénieur-géographe français dressée au 10.000 entre 1801 et 1818 renseigne un nombre important de chemins (*). (Voir carte nº 1).

Sur la planchette de Rötgen-Lammersdorf on voit très clairement la chaussée d'Aix la Chapelle et une série de chemins dédoublés de direction nord-sud désignés sous le nom de « Kupferstrasse », c'est-à-dire chemin du cuivre qui d'après l'Abbé Bastin existait déjà au XIV siècle et qui servait au transport du charbon de bois vers le nord et du laiton vers le sud, passant par Rötgen, l'est de Swatzfeld et de Reinartzhof et l'ouest de Mützenich. Ce chemin traversait le Schwarzbach, le Ruhrbusch, la Roer, la Warche et se dirigeait vers Schoppen et Amblève.

Variations de superficie du Ruhrbusch depuis 1827

La carte de Ferraris (1777) (**) indique à peu près la même superficie pour le bloc forestier du Ruhrbusch que la carte du cadastre Prussien dressée en 1827 (***). (Voir carte nº 2).

Nous avons pu retrouver un plan d'assemblage en couleur de la région qui nous intéresse. Cette carte est au 1/20.000.

Nous en donnons ici une copie que nous pouvons comparer à la carte d'Etat Major actuelle. (Voir carte nº 3).

Le cadastre prussien est le premier document où nous avons trouvé le mot « Ruhrbusch ».

On constate qu'entre la Roer et le Swarzbach, il y a 600 Ha

(*) L'original au 10.000me se trouve probablemente n dépot à Cassel. Mr. Willems (Malmédy) possède un exemplaire au 1/50.000 d'une nouvelle édition.

(**) La carte de Ferraris se trouve en dépôt à Bruxelles. Il en existe un tirage d'époque à la Bibliothèque Centrale de l'Université de Liège.

(***) Cadastre Prussien en dépôt au Cadastre de Malmédy. La série de ces cartes est incomplète.

Carte n° 2

Le Ruhrbusch, d'après les documents du cadastre prussien (1/20.000, 1827).

de bois et 575 Ha de Fagnes. Soit 51 % de forêt et 49 % de fagne. Il y a actuellement 17 % de hêtres, 17 % de fagnes et 66 % d'épicéas.

Au nord du Swarzbach, il y avait 265 Ha de bois et 1210 Ha de fagnes. Aujourd'hui il reste seulement 3 % de feuillus et 22 % de fagnes. Le reste, soit 75 % de la superficie est occupé par les plantations d'épicéas.

Les feuillus qui recouvraient 865 Ha entre la Roer et la Helle ne totalisent plus que 245 Ha actuellement. La fagne avait une superficie de 1785 Ha. Actuellement, elle ne dépasse pas 530 Ha.

Les feuillus et les fagnes ont donc perdu plus des deux tiers de leur superficie au profit des plantations d épicéas.

Dans le cas des feuillus qui nous préoccupe plus particulièrement, on comprend l'importance que peuvent avoir ces perturbations sur l'état actuel de la forêt.

Carte n° 3
Le Ruhrbusch dans son état actuel, d'après les observations faites en 1953.

Conclusions

Une étude historique très simple nous montre jusqu'à quel point les forêts jouaient un rôle important dans la vie de nos ancêtres. Le hêtre en particulier était considéré à peu près au même titre qu'un minerai que l'on retirait des forêts.

Les cartes anciennes qui renseignent d'une manière satisfaisante les superficies et le tracé des chemins ne remontent malheureusement pas très loin dans le passé. En fait, les archives sont

des documents plus précieux, donnant les indications plus anciennes et souvent avec une grande précision de détail.

C'est grâce aux archives de l'Etat du Fonds Orange Nassau que nous avons appris que :

1) le Ruhrbusch possède une réelle valeur historique et botanique puisque c'est le seul bois de haute futaie de la commune de Butgenbach dont il nous reste des vestiges.

2) Le Ruhrbusch a été pendant plusieurs siècles peuplé uniquement de hêtres et de régénération naturelle aisée.

En 1656, le bois de Küchelscheid fut complètement coupé à l'exception des porte-graines et vingt ans après cette coupe la régénération avait eu lieu, ce qui est un fait botaniquement très important.

On ne faisait aucune plantation mais on laissait un certain nombre d'arbres susceptibles de régénérer naturellement la forêt.

3) La forêt fut louée à différentes reprises en vue de coupes pour la fabrication du charbon de bois utilisé à des fins industrielles. La forêt fut exploitée d'une façon intense de 1616 à 1618. En l'espace d'un siècle environ, on a enlevé un peu moins de 40.000 m^3 de bois de la forêt de Kuchelscheid.

4) Une voie de communication importante, tracée d'ailleurs sur la carte de Tranchot (1801-1818) et sur les plans du Cadastre prussien (1827) servait au transport du bois vers le nord et du laiton vers le sud. Cette route traversait le Ruhrbusch.

Lorsque l'on entreprend une étude précise de la végétation actuelle d'une forêt d'origine ancienne, on se trouve inévitablement placé devant certains problèmes de distribution des espèces ou aptitude de régénération, on remarque des traces d'activité humaine ancienne et pour pouvoir expliquer ces particularités il est nécessaire d'avoir recours au passé.

Il est certain qu'une forêt qui a disparu aux deux tiers, qui a été exploitée, intensément au cours de l'histoire, présente actuellement dans sa végétation dans son aptitude à se régénérer, dans son sol, des caractéristiques dues à son histoire.

Université de Liège,
Institut de Botanique
Séminaire de Géographie
Station Scientifique des Hautes Fagnes.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Fickeler, *Achenbach Sohne Buschhutten.*
Ein Beitrag zur Industriegeschichte des Siegerlandes Festschrift aus Anlass der Gründung des Buschhütter eisenhammers vor 500 Jahren, 1452-1952. München 1952.

(2) Gatin C. L., *Les arbres, arbustes et arbrisseaux forestiers.* Encyclopédie pratique du naturaliste — 32 figures, 96 planches coloriées — Paris 1933.

(3) Archives de l'Etat, Liège.
Fonds Orange-Nassau — 3me liasse 1557-1579. Compte 1546.

(4) Vannerus, *Les biens et revenus domaniaux du Comté de Vianden.* Publication de la section historique de l'Institut du Grand Duché de Luxembourg. Vol. LXII Luxembourg 1928.
L'original, avec les signatures autographes des enquêteurs Bouvet et de la Neuveforge, repose en un cahier de 32 feuillets, petit in-folio aux Archives Générales du Royaume à Bruxelles, Chambre des Comptes de Brabant n° 45719.

(5) La Cour de Butgenbach comprenait 7 villages d'aujourd'hui; Butgenbach, Bergn, Elsenborn, Nidrum, Weywertz, Faymonville et Sourbrodt. Willems B. La Cour, de Justice de Butgenbach. Folklore Stavelot — Malmédy — 1946 T. X.

(6) Archives de l'Etat Liège—Fonds Orange Nassau—Compte 1618—Farde 36.

(7) Wurth-Paquet, Recueil d'Edits, Ordonnances, Règlements et déclarations décrétés dans les ci-devant Pays, Duché de Limbourg et comté de Chiny en matière de Bois et Forêts. Luxembourg 1835.

(8) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau — Compte 1546.

(9) Ernst,Histoire du Limbourg, suivie de celle de Daelhem et de Fauquemont, des Annales de Ralduc, publié par Edouard Lavalleye — Liège 1837-1847. Sept volumes T. VI, p. 44-45.

(10) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau. Compte 1546-1547.

(11) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau. Compte 1565 2me Liasse.

(12) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau. Compte 1556 Farde 9.

(13) Wurth-Paquet, *op. cit.* (7).

(14) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau. Compte 1693 — 19 novembre 1677.

(15) Wurth-Paquet, *op. cit.* (7).

(16) Wurth-Paquet, *op. cit.*, (7) Ordonnance du 9 mars 1789.

(17) Archives de l'Etat Liège — Fonds Orange-Nassau — Compte 1555.

(18) Id. Compte 1559.

(19) Id. Compte 1557-1579 3me liasse.

(20) Id. Compte 1615 — Farde 5.

(21) Wurth-Paquet, *op. cit.* (7).

(22) Archives de l'Etat Liège—Fonds Orange-Nassau—Compte 1618—Farde 3.

(23) Id. Compte 1689 — Farde 37.

(24) Id. Compte 1690 — Farde 34.

(25) Id. Compte 1734 — Farde 30.

(26) Vannerus, Le premier livre de fiefs du Comté de Vianden. Publications de la section historique de l'Institut du Grand Duché de Luxembourg, Vol. LIX — Luxembourg 1919. L'original se trouve aux Archives du Gouvernement à Luxembourg, dans le fond; Comté de Vianden, en une liasse intitulée : Cartulaire ou livres de fiefs 1505 et 1570-1572, I(55).

(27) Tulippe O. L'homme et la Forêt tempérée en Belgique. Cours de Géographie Humaine — Première partie, T. III. Liège 1946.

31725 Centerick

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, nº 5, 1957, pp. 253-275

ETUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET BIOCHIMIQUE DE LA TOURBIÈRE DE WEYWERTZ

par

P. DEUSE
Docteur en Sciences U. Lg.

J. RAMAUT
Docteur en Sciences U. Lg.

et

M. STREEL
Licencié en Sciences U. Lg.

1ère Note

Introduction

La tourbière qui fait l'objet de ce travail est située sur le versant Est du plateau des Hautes-Fagnes de Belgique, à une altitude de 550 m, aux abords immédiats du village de Sourbrodt, près du domaine de Rurhof.

Cette tourbière appartient au territoire de la Commune de Weywertz depuis l'époque napoléonienne (1803). Auparavant, elle dépendait de la Seigneurie de Butgenbach.

Elle se trouve entre le Rurhof, 557 m, et un point situé à l'Est de la gare de Sourbrodt, à 568 m (carte 1).

Elle est du type des tourbières bombées à Sphaignes. Son sommet, qui atteint aussi 557, est représenté sur la carte d'Etat-Major. Elle a été exploitée; une épaisseur de tourbe variant de 0,50 à 3 m a été enlevée, en partie comme combustible domestique (et l'exploitation continue, mais à petite échelle), en partie industriellement comme litière (et cette entreprise est abandonnée actuellement).

La voie du chemin de fer Sourbrodt-Kalterherberg, établie aux environs de 1885, l'a traversée et en a isolé et protégé la partie située au Sud de celui-ci.

Les cartes d'Etat-Major renseignent au sud de la route menant au domaine de Rurhof un îlot tourbeux du même type que celui existant encore au nord de cette route. Nous avons constaté que

Carte 1

cet îlot n'existe plus et qu'à sa place on trouve une légère dépression. Les renseignements obtenus font remonter aux environs de l'année 1935 la fin de son exploitation par élimination totale.

La route d'accès au domaine de Rurhof traverse toute la tourbière dans la partie exploitée et est établie en remblai sur un mètre de tourbe. Un lambeau encore intact subsiste; tout autour se présentent des faciès divers d'altération et de reconstitution.

Nous avons étudié la tourbière de Weywertz sous deux aspects bien distincts; d'une part, du point de vue phytosociologique, d'autre part, du point de vue chimique.

I — Etude phytosociologique

Nous avons analysé les groupements végétaux qui colonisent, non seulement la partie encore intacte de la tourbière de Weyerwtz mais aussi ceux qui correspondent aux faciès d'altération et de reconstitution présents là où la tourbe a été exploitée.

Nous avons repéré sur le terrain plusieurs faciès végétaux caractérisés par des associations bien différenciées, que nous décrirons successivement.

1) les associations de la tourbière haute,

2) les associations de bas marais,

3) les faciès d'altération,

4) les faciés de reconstitution,

Nous localiserons ces différentes associations végétales dans le cadre d'une lande sèche qui entoure partiellement la tourbière.

Les relevés affectent, en général, des superficies de l'ordre de 100 m².

1 — **Les associations de tourbière haute**

Les associations intactes que nous avons repérées sont localisées sur le reste de l'ancienne tourbière. Actuellement, du fait de l'exploitation et du drainage périphérique, cette tourbière est devenue *exclusivement ombrogène*. C'est le *seul* exemple que nous connaissions sur le plateau des Hautes-Fagnes.

A première vue, on peut diviser le tapis végétal en deux grandes zones :

A. La partie sud apparaît comme une mosaïque où dominent des plages de divers Sphagnum, les uns de coloration verte, les autres rougeâtre. Bien que de couleurs différentes, ces Sphagnum se sont révélés, à l'analyse microscopique, comme constitués principalement d'une même espèce : *Sphagnum medium*.

B. La partie nord présente une végétation plus uniforme où la strate herbacée domine et est constituée principalement de *Eriophorum vaginatum*.

Une zone d'intrication de ces deux types de végétation s'aperçoit, bien qu'elle soit imprécise et d'assez peu de largeur.

Photo 1
Association à Sphagnum recurvum et Eriophorum vaginatum

Il est intéressant de noter l'absence de *Narthecium ossifragum*, espèce atlantique, alors qu'*Erica Tetralix*, dont l'aire de dispersion européenne est voisine, est abondant sur la tourbière dans les deux zones. *Calluna vulgaris* (1) est présent sur toute la surface; sa densité assez forte témoigne de la sénilité de la tourbière.

On aperçoit, cependant, sur ces coussins, d'autres espèces : *S. rubellum* et *S. papillosum.*

(1) A la suite de l'hiver rigoureux de 1955-1956, la plupart des hauts *Calluna* ont été gelés (températures minima observées au sol à Botrange : le 16/2/56 —34,7°; le 17/2/56 —32,5°).

A — Association à *Sphagnum medium*

Elle est constituée surtout de larges coussins de *Sphagnum medium.*

Dans les brins de *Sphagnum medium*, on note la présence d'*Odontoschisma sphagni*. La plupart des coussins sont traversés par *Calluna vulgaris*. Entre ces coussins existent de légères dépressions, tapissées par des plages trés étroites de *Sphagnum molluscum*, *Sph. recurvum* et *Sph. cuspidatum*. C'est dans ce groupement qu'*Erica tetralix* est le mieux représenté.

La cartographie de la tourbière montre que la fréquence de ces dépressions (relevés 1 à 3 du tableau I) est plus importante au centre qu'à la périphérie Est. A cet endroit, deux dépressions atteignent 40 cm de large; elles sont colonisées par *Rhynchospora alba*, *Sphagnum molluscum* et *Zygogonium ericetorum* : ce sont de véritables « Schlenken » (carte nº 2).

B — Association à *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*

Elle est formée de touffes vigoureuses d'*Eriophorum vaginatum* entre lesquelles se développent des plages de *Sphagnum recurvum*. Çà et là, émergent du tapis végétal des buttes de *Sph. rubellum*, de *Sph. medium*, recouvertes par *Odontoschisma sphagni* mais ce sphagnum ne constitue nulle part de larges coussins. *Erica Tetralix* y est moins abondant et *Andromeda polifolia* presqu'absent (carte 2).

En quelques endroits, au nord de la tourbière, *Empetrum nigrum* étouffe, sous un manteau serré, la végétation décrite précédemment provoquant la formation de larges coussins (cf. relevé 6 du tableau I et photo nº 1).

Il est intéressant de noter, dans l'ensemble de cette association, des Bouleaux de divers tailles et par place, à la périphérie nord, des petites touffes assez nombreuses de *Deschampsia flexuosa*, quelques jeunes plants de *Dryopteris spinulosa* (Relevé 4 à 6 du tableau I).

Nous constatons donc :

a. l'absence de larges coussins de Sphagnum medium;

TABLEAU I

Association à Sphagnum medium (*relevés 1 à 3*)
Association à Eriophorum vaginatum *et* Sphagnum recurvum (*relevés 4 à 6*)

N° Relevés	1	2	3	4	5	6
Caractéristiques de l'association et de l'alliance						
Sphagnum medium	44	44	34	12	22	12
Sphagnum rubellum	22	+	12		24	
Sphagnum papillosum	1/22	22	12	+	12	+
Sphagnum imbricatum					(i)+	
Polytrichum strictum	+	+	11		12	+
Cephalozia bicuspidata	+	—	—	+	+	—
Cephaloziella sp.	—	—	+	+	—	+
Lophozia ventricosa	+	+	+	—	12	+
Calypogeia sphagnicola	—	—	—	+	—	—
Eriophorum vaginatum	32	32	22	33	44	3/4 4
Sphagnum recurvum	12	12	+	32	2/3 2	22
Oxycoccos quadripetalus	2	1	2	1	1	1
Andromeda polifolia	21	11	+	11	+	
Caractéristiques de l'ordre et de la classe						
Odontoschisma Sphagni	12	22	22		22	12
Aulacomnium palustre	+			+	22	12
Drosera rotundifolia		+				
Erica Tetralix	32	32	22	22	12	12
Trichophorum germanicum	+	1/22		+		
Sphagnum molluscum	+	22	+	12	+	
Gymnocolea inflata	+	12		12	+	
Rhynchospora alba		+				
Zygogonium Ericetorum		1		+		

TABLEAU I (suite)

Association à Sphagnum medium (*relevés 1 à 3*)
Association à Eriophorum vaginatum *et* Sphagnum recurvum (*relevés 4 à 6*)

N° Relevés	1	2	3	4	5	6
Empetrum nigrum						45
Calluna vulgaris	12	12	22	22	+	+
Entodon Schreberi					12	12
Cladonia impexa	12					
Cladonia squamosa	+			+	12	+
Leucobryum glaucum	+					
Sphagnum fimbriatum	+	+		+	+/12	+/12
Eriophorum polystachium		+	+			
Sphagnum cuspidatum	+	+		+	+	+
Sphagnum squarrosum				+		
Sphagnum palustre	+	+		+	+	
Sphagnum plumulosum					+	
Sphagnum acutifolium		+				
Lophocalea bidentata						+
Plagiothecium silvaticum						+
Plagiothecium denticulatum	+					+
Bryum pseudotriquetrum						+
Dicranum sp						+
Mnium undulatum						+
Calliergon stramineum					+	
Campylopus flexuosus	+					
Dicranum scoparium	+					
Betula pubescens	1	1		+	+	
Sorbus aucuparia					+	
Picea excelsa					+	
Polytrichum commune	+			+	12	+
Dicranella heteromalla	+	+		+	+	
Molinia coerulea					+	+
Deschampsia flexuosa					+/12	12
Dryopteris spinulosa					+	+

Photo 2
Aspect de l'Association à Carex. Sp.

b. la présence faible d'Ericacées *(Erica*; *Andromeda)*;

c. la présence de Bouleaux;

d. la présence de *Deschampsia flexuosa* et de *Dryopteris spinulosa.*

Ces faits nous autorisent à émettre l'hypothèse que cette partie de la tourbière, qui est parallèle à la ligne de chemin de fer, a été atteinte par le feu.

Les deux associations A et B se distinguent donc au nord par la dominance d'*Eriophorum vaginatum*, au sud par celle de *Sphagnum medium.* La première est facilement discernable sur le terrain par l'extension des bouleaux (relevés 3 et 4 du tableau I et carte 2). Nous avons dit que la limite entre ces deux zones est imprécise; nous y avons fait les relevés 3 et 4 du tableau I.

Nous pensons que les deux associations doivent être rattachées à des associations de type subcontinental telles que le Vagineto-Sphagnum recurvi (Weber, 1902) et le Calluneto-Sphagnetum medii (Osvald, 1923), toutes deux rangées par Duvigneaud (1) dans la sous-alliance sèche Sphagnion medio-fusci caractérisque.

TABLEAU II

Relevés phytosociologiques — Zone à Carex div. sp.

Relevés N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Caractéristiques de l'association et de l'alliance																	
Carex echinata	—	—	+	—	12	—	—	—	11	—	—						
Carex canescens	23	23	—	—	11	33	33	12	12	22	12						
Epilobium palustre	—	11	+	—	1/21	+	—	—	—	—	—						
Caractéristiques de l'ordre et de la classe																	
Carex rostrata	+	55	—	21	—	33	33	—	—	—	—	+	11	+			
Sphagnum recurvum	—	—	—	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55
Viola palustris	—	—	21	11	1/21	+	21	—	—	—	—	22	—	13			
Carex Goodenoughii	—	—	12	55	55	55	44	—	—	12	32						
Galium uliginosum	—	—	—	—	12	—	—										
Equisetum limosum	11	+	—	—	—	—	11										
Comarum palustre	—	—	+	22	12	44	12	55	44	32	1/22						
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	+	—	—	—	32	—						
Eriophorum polystachium	—	—	+	—	+	—	—	—	11	—	—						

TABLEAU II (*suite*)

Relevés phytosociologiques — Zone à Carex div. sp.

Relevés N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Compagnes																	
Sphagnum palustre	—	—	—	13													
Sphagnum medium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33
Cirsium palustre	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	+			
Angelica silvestris	—	11	—	—	+	+	11										
Juncus effusus	+	—	—	+	—	12	23	—	—	—	—	+					
Caltha palustre	—	—	—	—	—	+											
Molinia coerulea	—	+	23	11	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	11		
Deschampsia caespitosa	—	—	—	—	—	+											
Deschampsia flexuosa	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	—	—	+
Calluna vulgaris	—	—	12	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+	33	13
Eriophorum vaginatum	23	—	33	13	—	—	—	—	—	—	—	13	+	21	—	21	—
Vaccinium myrtillus	+	—	+	—	—	—	—										
Potentilla erecta	—	—	11	12	—	—	11	+	—	—	—	11	+	11	+	—	—
Galium hercynicum	+	—	+	(43)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	12			
Succisa pratensis	—	—	—	—	—	—	—	+	+								
Vaccinium Vitis Idaea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	(55)	—	—	—	+		
Dryopteris spinulosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+		
Epilobium spicatum	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Plagiothecium denticulatum	—	33															
Hypnum cuspidatum	44	—	—	—	—	+											
Polytrichum strictum	—	—	12	34													
Gentiana pneumonanthe	—	—	+														
Oxycoccus quadripetalus	—	—	+														

2 — Les associations de bas-marais

Nous avons observé la végétation qui colonise les eaux stagnantes et nous l'avons distinguée de celle qui occupe les drains d'eau plus ou moins courante.

A — L'association à *Carex div. sp.*

Autour de l'étang artificiel de la ferme de Rurhof, existe une prairie aquatique. Divers espèces de Carex sont installées en eau libre mais non courante. La profondeur d'eau varie de 50 à 10 cm vers la périphérie. On note une dominance de *Comarum palustre*. A la périphérie, en contact avec le sol tourbeux *Sphagnum recurvum* est très abondant et forme des plages de colonisation centripètes.

Le pH de l'eau est 5.6.

Le tableau II rassemble les relevés les plus caractéristiques de cette association.

Celle-ci se retrouve, entre la route et le chemin de fer ainsi que de l'autre côté de la route (carte 2).

De même, on peut en rapprocher la végétation de certaines fosses d'exploitations anciennes de tourbe, non drainées (relevés 8 à 11 du tableau II).

Il est remarquable que les relevés 12 à 17 du tableau II indiquent, dans ces fosses, un début d'évolution vers la végétation des hautes tourbières.

Les relevés 1-11 sont comparables à ceux publiés par DUVIGNEAUD ([2]) : Parvo Caricetum Goodenoughii, par BRAUN BLANQUET (1915) et à ceux de SCHWICKERATH ([3]), caractérisant le Caricetum vulgaris sphagnosum (KOCH) SCHWICKERATH. Plus précisément, les relevés 1-7 constituent le stade initial à *Carex rostrata (C. inflata)*.

B — L'association à *Juncus effusus et Angelica silvestris*

Le long des drains, dans les endroits de ruissellement, on trouve une association à base de *Juncus effusus*, *Angelica silvestris*, *Cirsium palustre* et *Viola palustris* (tableau III). Cette formation possède des représentants du Juncetum acutiflori bien que *J. acutiflorus* soit absent et remplacé par *J. effusus*. Cependant, elle ne peut être considérée comme un Juncetum acutiflori du type rencontré sur le Haut-Plateau (SCHWICKERATH, [3]) : car *Sphagnum recurvum* y est trop rare; le pH de l'eau (6.2) est nettement moins acide que

dans la formation type, biotope de pH 4. *(Juncetum acutiflori sphagnosum* SCHWICKERATH, 1938, DUVIGNEAUD, 1943).

TABLEAU III

Association à Juncus effusus *et* Angelica silvestris

Relevés n°	1	2	3	4	5
Caractéristiques de l'association et de l'alliance					
Juncus effusus	2–3	3–2	2–2	2–2	3–3
Angelica silvestris	1–1	+	3–1	3–1	1–1
Stellaria uliginosa			3–5		
Succisa pratensis					+
Caractéristiques de l'ordre et de la classe					
Viola palustris	1–1	+	2–1	3–2	+
Sphagnum recurvum	5–5	1–2	1–3	+	
Carex Goodenoughii			4–4	5–5	+
Carex echinata					1–2
Epilobium palustre	1–3		1–1	1/2–1	2–1
Comarum palustre	1–3		1–1	1/2–1	1–1
Menyanthes trifoliata		+		1–1	
Eriophorum polystachium					+
Compagnes					
Molinia coerulea	2–3	+	3–3	1–1	4–4
Cirsium palustre	2–1	2–1	1–1	3–2	2–1
Stellaria graminea			+		+
Potentilla erecta	+	+	+		
Galium hercynicum	1–2	3–3	1–3		
Orchis latifolia		+			
Juncus squarrosus					+
Eriophorum vaginatum		4–4			+
Betula pubescens	+				+
Rumex acetosa					1/2–1
Deschampsia caespitosa					+

L'absence de *Scutellaria galericulata, Holcus lanatus, Valeriana dioica, Mentha aquatica* et *Rhitiadelphus squarrosus* plaide également contre la présence d'un Juncetum acutiflori typicum : DUVIGNEAUD (2).

L'examen des relevés du tableau III montre que la formation se rapproche beaucoup plus du groupement Juncetum Acutiflori

angelico stellarietosum uliginosae, association subaquatique mésotrophe : DUVIGNEAUD (2).

L'absence de *Juncus acutiflorus* et son remplacement par *Juncus effusus* sont en relation avec un remaniement du groupement végétal par suite de certains travaux d'aménagement du domaine de Rurhof :

1) des tuyaux destinés à capter la nappe aquifère des sols limoneux de Sourbrodt, ont été enfouis dans les environs de ce groupement;

2) les sources du Kobelsbach qui alimentaient les jonçaies sont captées par de longs fossés, périodiquement rajeunis, qui facilitent l'écoulement de l'eau vers l'étang aménagé (carte nº 1).

3 — **Les faciès d'altération**

Des faciès d'altération se manifestent avec des valeurs très différentes dans les endroits exploités.

A — En bordure de la tranche d'exploitation de la tourbière se rencontrent divers faciès marquant des étapes écologiques :

1) Extension d'*Erica tetralix*

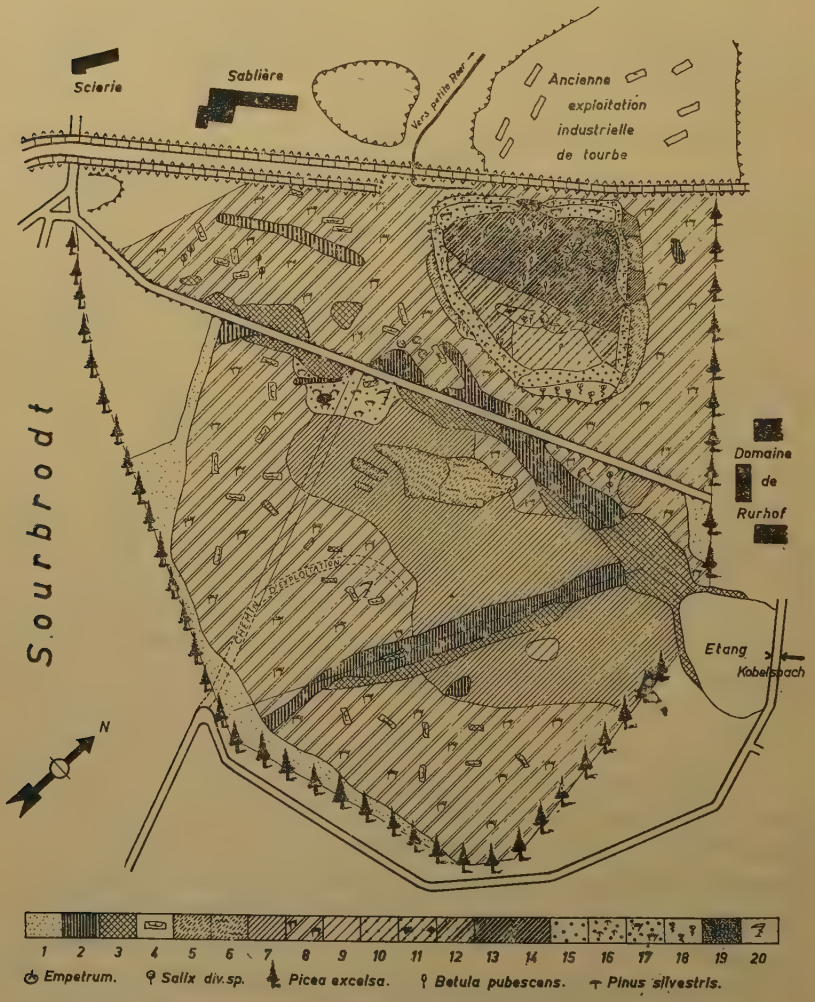
Sur le flanc S. E. de la tourbière intacte, l'asséchement qui répondra ultérieurement de l'installation d'un peuplement à *Deschampsia flexuosa*, se fait déjà sentir à une grande distance de la tranche d'exploitation. Les Ericacées de la tourbière et principalement *Erica Tetralix* supplante physionomiquement les Sphaignes et les cespites d'Eriophorum tandis qu'apparaissent des coussins hémisphériques de *Polytrichum strictum*, *Leucobryum glaucum* et *Sphagnum compactum*.

2) Installation de *Molinia coerulea*

Sur le flanc N. W. de la tourbière intacte, en bordure de la tranche d'exploitation, s'installent de petites touffes de *Sphagnum fimbriatum*. Celles-ci coiffent généralement des coussins secs de *Sphagnum medium* et *Sph. rubellum* embruyérés de *Calluna vulgaris*. Entre les coussins desséchés de *Sphagnum medium* et *Sph. rubellum*, quelques touffes de *Molinia coerulea* se développent. Nous avons constaté cette présence chaque fois que la proximité d'une tranche provoque l'abaissement de la nappe aquifère et une aération plus

importante de la tourbe. Le rôle d'un incendie superficiel n'est cependant pas à négliger : ainsi, près du chemin de fer, au contact de l'association à *Eriophorum vaginatum*, on trouve un bosquet de *Betula pubescens* où domine *Molinia coerulea*. Il n'est pas très étendu et il ne semble pas qu'il ait occupé une superficie plus vaste.

Un fragment de cette même association à bouleaux se retrouve dans la partie au sud de la route, là où un début de drainage, en vue de plantation, a été entrepris (carte 2).



Carte 2

3) Extension des buissons de *Calluna vulgaris*

Sur le flanc S. de la tourbière intacte, également en bordure de la tranche, on assiste à une réelle dessication de la tourbe; celle-ci se crevasse et est en fait retenue par une végétation presqu'uniquement composée d'*Entodon Schreberi*, de *Calluna vulgaris* et de larges plages de *Cladonia*.

4) Extension de *Cladonia*

Sur le flanc N. E., la même végétation se présente mais *Cladonia* a pris une extension extraordinaire formant une strate fermée qui surmonte souvent les touffes mortes de *Calluna vulgaris*. Çà et là, on trouve quelques coussins de *Leucobryum glaucum* et de petits tapis d'*Entodon Schreberi*.

5) Apparition de *Deschampsia flexuosa* sur tourbe nue et disparition des espèces de la tourbière.

Sur le flanc E. de la tourbière, la tranche est irrégulière, la dessication a morcelé la masse tourbeuse et celle-ci devient pulvérulente. On trouve des blocs importants de tourbe entièrement séparés de la formation principale. Ces blocs sont couverts d'une végétation rase à *Deschampsia flexuosa*.

B — En dehors de cette zone, plus ou moins étroite, *Molinia coerulea* est presque toujours associé à *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum* (relevés 2 à 7 du tableau IV). Il ne s'y présente pas en peuplements purs, comme il en existe sur le Haut Plateau de la Baraque Michel.

La régression de la tourbière n'est donc pas arrivée ici à un stade ultime. Presque partout, il y a lutte entre *Molinia* et les espèces turfigènes au profit de ces dernières.

L'extension de *Molinia* est consécutive à l'intervention humaine qui s'y est manifestée sous quatre formes :

1) *Exploitation*

La majeure partie de la tourbière a été exploitée par les habitants pour des besoins domestiques (chauffage et confection de litières); la carte 2 montre la répartition des fosses et des tranches d'exploitation anciennes.

TABLEAU IV

Altération et reprise du Sphagnetum
Associations à Sphagnum papillosum, medium *et* rubellum *Molinietosum* (*relevés* 1 *à* 6)
et associations anthropiques à Sphagnum recurvum *et* Eriophorum vaginatum (*relevés* 7 *à* 14)

Relevés N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Caractéristiques des associations et de l'alliance														
Sphagnum papillosum	23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccos quadripetalus	+	—	—	—	—	—	1/2 1	—	+	—	—	—	—	—
Andromeda polifolia	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	+	—	—	—	+	13	13	—	+	—	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum	33	—	+	+	33	43	13	13	23	23	44	+	33	44
Sphagnum recurvum	3/4 4	—	—	—	+	+	45	45	44	—	—	—	—	—
Caractéristiques de l'ordre et de la classe														
Erica Tetralix	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Eriophorum polystachium	—	11	—	—	—	—	—	—	—	41	21	—	31	21
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	33	—	—	—	—	—

TABLEAU IV (*suite*)

Relevés N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Molinia coerulea	43	55	55	55	55	45	45	31	44	23	13	+	13	+
Deschampsia flexuosa	—	33	12	12	22	+	—	—	—	—	—	+		—
Calluna vulgaris	13	—	+	+	+	+	+		+/12	(2/3 3)	(23)	+	+	+
Entodon Schreberi	13	—	—	—	—	13	—	—	—	brûlées		—	—	+
Dicranella héteromalla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24	—	—
Polytrichum commune	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	12	—	—
Epilobium spicatum	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Salix sp (cf aurita)	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—
Zygogonium Ericetorum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3	1	4	4
Potentilla erecta	—	11	+	—	11	+	+	11	11	—	—	—	—	—
Galium hercynicum	13	—	12	—	11	+	+	+	2/3 3	—	—	—	—	—
Juncus effusus	—	11	—	—	—	—	—	+	12	—	—	—	—	—
Viola palustris	—	+	—	—	—	+	—	+	12	—	—	—	—	—
Cirsium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Comarum palustre	—	—	—	—	—	—	—	21	—	—	—	—	—	—
Carex Goodenoughii	—	—	—	—	—	—	—	12	12	—	—	—	—	—
Trientalis europea	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium Vitis Idaea	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium myrtillus	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Juncus squarrosus	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Deschampsia caespitosa	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Betula pubescens	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Pinus silvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

Le mode actuel d'exploitation semble quelque peu différent de celui habituellement employé sur le plateau des Hautes Fagnes (*).

Généralement, l'ouvrier, avec sa bêche tenue horizontalement enlève la végétation et la tourbe superficielle. La tourbe ainsi enlevée est retournée sur la sole d'exploitation et sert à combler une partie du fossé d'irrigation qui court à la base de la tranche. Le tourbeux peut alors découper le mur de tourbe sur toute sa hauteur et sur une épaisseur d'un fer de bêche.

Sur la tourbière de Weywertz, la tranche d'exploitation étant proche du centre de la cuvette, il en résulte

a) que la pente est presque nulle, que le drainage est très difficile et que l'extraction de la tourbe ne peut se faire jusqu'au voisinage du sol minéral.

b) que l'épaisseur de tourbe étant importante, il est possible aux tourbeux, de négliger les zones supérieures moins appropriées à la confection des briquettes.

L'ouvrier, en effet, dénude une large surface de végétation et enlève une couche de tourbe d'environ un mètre d'épaisseur. Végétation et tourbe supérieure sont utilisées au *comblement partiel* du large fossé situé à la base de la tranche et préalablement drainé. Il exploite, ensuite, la tourbe en briquettes jusqu'au niveau le plus bas possible, c'est-à-dire jusqu'au plan d'eau et provoque de ce fait le déplacement du fossé initial.

L'îlot de tourbières dont nous avons parlé et qui a disparu en 1935 a été exploité suivant la même méthode.

Ainsi donc, la différence entre la technique habituelle et celle pratiquée ici se manifeste surtout dans l'épaisseur et la nature de la tourbe retournée sur la sole d'exploitation.

Actuellement, cet endroit est colonisé par d'énormes touffes d'*Eriophorum vaginatum* (photo 3) et, dans sa partie basse, les espaces entre les touffes sont couverts par une Chlorophycée filamenteuse : *Zygogonium ericetorum*.

Dans les cas de fosses non drainées, c'est l'association à *Carex*, déjà décrite, qui prélude à la recolonisation (voir relevés 8 à 17 du tableau II). Dans le cas des soles d'exploitation où la

(*) Nous remercions vivement M. H. DANNEMARK, fermier à Weywertz qui nous a très aimablement communiqué des renseignements sur le passé de la fagne de Weywertz et son exploitation.

Photo 3
Colonisation par E. Vaginatum de la sole exploitée.

nappe aquifère n'affleure pas, cas le plus fréquent, *Molinia* participe activement à la recolonisation de la tourbe nue mais, pour une raison que nous développerons plus loin, ne domine pas la végétation comme il le fait dans les cas décrits par FOUARGE (4) et VANDEN BERGHEN (5).

2) *Fauchage*

La presque totalité de cette région a été fauchée. Les tourbeux fauchent les Bruyères, les Linaigrettes, les Molinies entourant les fosses d'exploitations. Nous avons insisté ailleurs sur le rôle joué par le fauchage (stiernage) dans une autre fagne, celle de la Soor en lisière de l'Hertogenwald (BOUILLENNE, DEUSE et STREEL 6). On se rendra compte immédiatement que si le stiernage a été intensif sur des fagnes aussi éloignées de toutes habitations, à

fortiori des tourbières situées à quelques centaines de mètres du village ancien (7) de Sourbordt, ont dû être exploitées au maximum tant du point de vue fauchage que récolte de tourbe. Actuellement, les tourbeux fauchent encore quelques endroits, mais la nécessité en est moins pressante qu'autrefois.

Les zones fauchées montrent une extension d'espèces à hampes florales courtes comme *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* et d'espèces vivant au ras du sol comme *Galium hercynicum*.

3) *Incendie*

Si l'incendie superficiel volontaire a été pratiqué, il faudrait le considérer comme lié aux nécessités d'améliorer le rendement du fauchage. Nous avons souvent constaté que le feu provoque un envahissement sélectif des touradons de *Molinia coerulea* dont les bourgeons sont très bien protégés (DEUSE, 8).

4) *Plantation*

Un essai de plantation d'épicéas a été entrepris; on peut encore voir actuellement, un coupe feu et quelques drains, dans la partie sud. Ce programme de plantation a dû être abandonné car aucun épicéa n'est visible. Le réseau des drains couvre une région étroite dans laquelle on ne distingue pas de fossés d'exploitation. La couverture de sphaignes et nano-buissons est encore importante.

Cette zone longeant la route est encore fauchée actuellement sur une surface réduite, *Molinia* y est abondant. Fauchage et drainage combinés sont responsables de cette variante anthropique de végétation de la tourbière haute, analogue mais plus altérée (relevé 1 du tableau IV) que la variante à *Calluna* - *Molinia*, où on trouve le *Sphagnum fimbriatum* (nord de la tourbière intacte, p. 264).

Fauchage et exploitation de la tourbe sont les principaux responsables de la présence, sur la plus grande partie de la surface de la tourbière, de *Molinia coerulea*, qui n'y existe jamais en peuplements purs, comme c'est le cas dans certaines tourbières du Haut Plateau [BOUILLENNE (9)]. Il faut en voir la raison dans la présence de l'étang de Rurhof, qui maintient, à un niveau relativement stable, la nappe aquifère de la tourbière qui l'entoure. L'exploitation de la tourbe en éliminant une assise importante rapproche, de ce fait, la surface colonisable de la nappe aquifère

La présence de l'étang explique également que les drains établis sur une faible pente, parfois perpendiculairement à celle-ci, sont peu ou pas fonctionnels.

4 — Les faciès de reconstitution

Dans les endroits où la nappe aquifère se maintient à un niveau relativement constant et proche de la surface, après une exploitation, on peut observer une réinstallation d'associations turfigènes à base d'*Eriophorum vaginatum* et de *Sphagnum recurvum*.

Ces deux plantes entrent en compétition avec les touradons de *Molinia*. Il en résulte une association que l'on retrouve dans la tourbière à des stades différents :

a) Dans la région périphérique, la plus éloignée de l'étang, *Sphagnum recurvum* n'est abondant que dans le fond des fosses d'exploitation. Sur le pourtour de ces fosses, *Molinia* domine (relevé 2 à 4 du tableau IV) et est encore fauché en quelques endroits.

b) Il existe des endroits où *Eriophorum vaginatum* se développe beaucoup plus vigoureusement que dans un Sphagnetum intact. En effet, dans le Sphagnetum, la plante doit subir la montée rapide des Sphaignes et n'y parvient que par la croissance presque verticale des rhizomes. Il en résulte que les touffes sont relativement petites. Dans le cas présent, la plante apparaît sous une forme de touffes épaisses et luxuriantes qui indique qu'en l'absence de toute compétition avec une strate sphagnale, *Eriophorum vaginatum* peut se trouver dans un biotope idéal. La fructification abondante de la plante semble confirmer cette manière de voir (photos 4 et 5).

Entre les touradons, *Sphagnum recurvum* s'installe et amorce le retour à une association turfigène(voir relevés 6 et 8 du tableau IV).

Un exemple de ce type de végétation est visible sur la sole d'exploitation au Nord du massif tourbeux intact.

c) Dans la zone la plus humide, *Sphagnum recurvum* comble rapidement les creux entre les touffes tant de *Molinia* que d'*Eriophorum*. L'association se présente alors sous son faciès le plus actif, formant un tapis d'apparence homogène mais sur lequel on se déplace difficilement. Le pied, en écrasant les sphaignes, s'enfonce entre les touradons. Ici, la forme de la linaigrette est moins luxuriante que dans les endroits décrits en *a* et *b* : sa croissance en hauteur

Photo 4

Vue d'ensemble du facies de reconstitution à base d'Eriophorum vaginatum

obligatoirement rapide est soumise à la compétition avec Sphagnum (relevés 7 à 9 du tableau IV).

Dans cette zone, nous n'avons pas remarqué de fosses d'exploitation; il est cependant probable qu'elles ont existé mais qu'elles ont été comblées.

d) A l'endroit où la tourbe a été exploitée et où la sole a été amenée au niveau de la nappe aquifère, la végétation a un aspect légèrement différent.

D'énormes touffes d'*Eriophorum vaginatum* se développent; certaines d'entre elles atteignent une hauteur de 0,70 m et une largeur de 1 m, (photo 3), d'autres plus petites, sont d'installation plus récente. La croissance extraordinaire de ces touffes n'est freinée en aucune manière par les individus voisins, car chaque touffe est séparée en moyenne de la suivante par une distance de 0,50 m en moyenne.

Photo 5

Eriophorum vaginatum vu de près, montrant la dimension des touffes et l'abondante litière formée chaque année.

Ces touffes ont une constitution curieuse; elles reposent sur une base compacte d'une trentaine de centimètres de large, autour de laquelle les tiges et les feuilles, remarquablement denses, retombent jusqu'au sol. Ces énormes touffes sont arrachées sans grands efforts : la base compacte se sectionne au niveau de la nappe d'eau, montrant une colonne de rhizomes serrés provenant de la profondeur et encore en vie sur une vingtaine de centimètres.

Une pellicule de *Zygogonium ericetorum* recouvre la tourbe; ces algues envahissent souvent l'extrémité des feuilles et des tiges d'*Eriophorum vaginatum* sur le pourtour des touffes (relevés 10 à 14 du tableau IV).

Si nous examinons la carte de végétation (nº 2), nous remarquons nettement les zonations successives des formes de dégradation et de recolonisation autour d'un centre commun qui est l'étang. Ce fait prouve l'importance de celui-ci dans la répartition et la structure des formes de reprise de la végétation turfigène.

5 — **Les associations de la lande environnaute**

Nous terminerons la description de la tourbière de Weywertz en signalant la présence, à la périphérie, d'une lande établie sur sol tourbeux à forte teneur en cendres (45 %) et de pH $\pm$ 5.6. La végétation est caractérisée par la présence de *Nardus stricta*, *Meum athamanticum*, *Gentiana pneumonanthe*.

Cette lande est fortement envahie par de nombreuses plantes dont la présence semble liée aux diverses influences subies du fait des cultures d'avoine et d'herbes fourragères qui y ont été entreprises pendant une dizaine d'années aux environs de 1930 et par la transformation des endroits voisins en prairies.

Université de Liège
Laboratoire d'Ecologie
de l'Institut de Botanique
et Station Scientifique des
Hautes Fagnes.

L'index bibliographique figurera dans la 2e *Note* :

II — Étude chimique

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, n° 6, 1957, pp. 325-340

ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET BIOCHIMIQUE DE LA TOURBIÈRE DE WEYWERTZ

2me Note

par P. DEUSE, J. RAMAUT et M. STREEL

II. — Etude de la tourbe

La composition chimique d'une tourbe est liée à la constitution chimique des végétaux générateurs et résulte des dégradations subies par ceux-ci après leur mort dans les conditions passées et présentes de la tourbière. Elle suit nécessairement les modifications qui se sont produites dans la physionomie des associations.

Réciproquement, la végétation de surface est tributaire de la nature et de la composition des couches antérieures. La rhizosphère des végétaux vivants pénètre jusqu'à une profondeur comprise entre 5 et 25 cm et parfois davantage quand il s'agit d'espèces dont les racines plongent profondément dans le substrat (*Eriophorum vaginatum* et *E. polystachium*).

La végétation exploite les substances minérales provenant de cadavres datant au moins de trois siècles et qui n'ont cessé de subir des remaniements chimiques en relation avec les activités desmolytiques de la microflore présente. L'un d'entre nous a déjà eu l'occasion de souligner la relation étroite qui lie la teneur en matières minérales et les groupements de micromycètes de divers sols acides ([12]).

Les activités desmolytiques de la microflore sont elles-mêmes influencées par l'évolution naturelle du milieu où les interventions anthropiques telles l'exploitation de la tourbe, son drainage, son aération et parfois l'incorporation d'engrais.

Il en résulte que les substances minérales dont disposent les végétaux en place dépendent très largement du contenu minéral du substrat fossile et des eaux qui alimentent la tourbière.

En général, les végétaux qui donnent naissance aux tourbières

(*) Voir p. 253.

bombées à Sphaignes ainsi que les eaux qui les alimentent sont pauvres en éléments minéraux (9). Nous avons réalisé diverses mesures de teneur en cendres de végétaux de ce type de tourbières et nous en présentons quelques-uns.

Sphagnum sp.	de 1.8 à 3.9 %
Sphagnum papillosum	4.2 %
Eriophorum vaginatum, feuilles :	2.9 %
Eriophorum polystachium, feuilles :	3 %
Eriophorum polystachium, souches :	6.2 %
Oxycoccos quadripetalus, plante entière :	3.9 %
Andromeda polifolia, plante entière :	2.8 %
Cladonia sp.	1.8 %
Calluna vulgaris, tiges feuillées :	4.9 %
Calluna vulgaris, base des tiges :	1.4 %
Erica Tetralix, plante entière :	6.6 %
Nardus stricta, feuilles :	3.9 %
Nardus stricta, souches :	6.6 %
Juncus effusus, feuilles :	2.8 %
Juncus effusus, souches :	14.7 %
Angelica silvestris, tiges :	de 3.7 à 4.9 %
Molinia coerulea, souches :	13.9 %

Les quatre dernières plantes citées ne font plus partie de la végétation naturelle d'une tourbière à sphaignes mais d'associations de bas-marais ou de landes, exception faite pour Molinia, qui occupe, largement, dans les tourbières acides à sphaignes, les endroits d'altération ou de modifications anthropiques.

Les pourcentages relatifs aux Joncs, à l'Angélique et à la Molinie montrent que le contenu en cendres d'une tourbe de bas-marais sera beaucoup plus élevé que celui de la tourbière à sphaignes.

De plus, il apparaît que, d'une manière générale, les végétaux morts, dès leur enfouissement, ne libèrent pas la totalité de leur contenu minéral. Ils subissent un début de décomposition qui leur enlève tout d'abord les sels de potassium et le phosphore alors que les sels de calcium et de magnesium ont tendance à rester inclus dans les tissus.

Il en résulte que la teneur en cendres et le % des constituants minéraux de la tourbe varient dans le temps et suivant les niveaux.

Divers auteurs (MALMER NILS and HUGO SJÖRS, ([13])) (TAMM, CARL, OLOF ([14])) considèrent que ces diverses valeurs ont une importance très grande dans la caractérisation des types d'associations qui ont formé les différents niveaux dans l'épaisseur des tourbières.

Il est en outre évident que la végétation de surface, outre les sels minéraux *libres*, abandonnés aux premiers stades d'enfouissement des végétaux morts, bénéficie également des sels élaborés au cours de la *minéralisation* progressive des matières organiques parmi lesquelles nous considérons : les celluloses, les hémicelluloses et les lignines.

Dans une tourbière haute, le pourcentage des sels est assez élevé et au fur et à mesure que les strates deviennent plus âgées, les celluloses et hémicelluloses disparaissent progressivement tandis que les lignines s'accumulent. Les raisons de cette évolution tiennent en majeure partie à l'activité desmolytique de la microflore vis-à-vis des hémicelluloses et celluloses et à la grande résistance des lignines.

Dans certains types de tourbes, les celluloses et les hémicelluloses ont totalement disparu alors que les lignines sont accumulées à des taux très élevés. (Tourbières basiques).

En conclusion, la caractérisation chimique d'une tourbe doit se faire sur la base des mesures de teneur en cendres, de l'analyse de celles-ci et des valeurs de pH observées aux différents niveaux. Les mesures des % des diverses matières organiques seront un reflet de l'état de minéralisation de la tourbe, en réalité de l'activité de la microflore.

Par sa teneur en cendres et son pH, une tourbe peut conserver les caractères d'une tourbière haute alors que les hémicelluloses et les celluloses, fortement attaquées du fait d'une intervention humaine qui accroît les activités desmolytiques de la microflore, se présentent avec des % atypiques d'une telle formation.

A ces divers points de vue, nous examinerons le cas de la tourbière de Weywertz.

A. pH DE LA TOURBE EN SURFACE DE LA TOURBIÈRE DANS LES DIVERS GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

Les pH ont été déterminés au mois de mars 1951, après une période de pluie et de neige abondantes. La technique suivie consiste, à introduire dans les flacons en verre Pyrex, 100 cc. de l'eau du puits de la Station du Mont Rigi de pH initial 6.3 et environ 4 à 5 gr de tourbe fraîchement prélevée. Après une heure de contact, le pH est mesuré au moyen d'un potentiomètre de Beckman.

1 **Tourbière intacte**

a) Tourbe prélevée sous *Sphagnum recurvum* : pH 3.9
b) Tourbe prélevée sous *Polytrichum et Sphagnum recurvum* mort : pH 4.15
c) Tourbe prélevée entre les touffes d'*Eriophorum vaginatum* : pH 3.9
d) Tourbe prélevée sous *Sphagnum medium* : pH 4.0
e) Tourbe prélevée sous Lichens et Hépatiques : pH 3.7
f) Tourbe prélevée sous *Sphagnum sp.* : pH 4.10
g) Tourbe prélevée sous Lichens, *Eriophorum vaginatum et Molinia coerulea* : pH 3.85
h) Tourbe prélevée sous Lichens : pH 3.8
i) Tourbe prélevée sous Molinia coerulea : pH 3.9
j) Tourbe prélevée dans les endroits à *Eriophorum vaginatum* : pH 4.8

2. **Bas marais**

a) Zone à *Carex* div. sp. : pH 5.6
b) Zone à *Juncus effusus* et *Angelica silvestris* : pH 5.5

3. **Soles d'exploitation de la tourbière**

a) Sole d'exploitation, tourbe nue : pH 4.25
b) Sole d'exploitation avec débuts de recolonisation par *Eriophorum vaginatum* : pH 3.9
c). Sole d'exploitation avec *Eriophorum polystachium et* quelques touffes de *Molinia coerulea* : pH 3.7
d) Sole d'exploitation avec dominance de *Molinia* accompagné de *Sphagnum sp.* et *Eriophorum vaginatum* pH 3.7

B. Epaisseur du dépot tourbeux

La tourbière de Weywertz repose sur l'assise géologique du Gédinnien, représentée en cet endroit par des argiles blanchâtres ou bleuâtres d'altération.

L'étude du modelé de ces argiles montre que la région était primitivement constituée par quelques cuvettes dont l'exutoire est actuellement le Kobelsbach. Une coupe nord-sud faite sur la largeur de la tourbière présente une grande cuvette (A) : c'est là que se trouve la partie intacte de la tourbière (butte témoin) et la route; une deuxième cuvette plus petite (C) apparaît près de la lisière sud. Entre les deux, un ressaut du sol (B) porte l'association à *Juncus effusus* (figure nº 6).

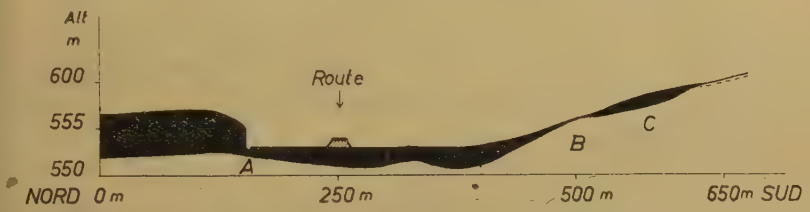


Fig. 6

Une ligne de sondages nord-sud, passant par les points A, B et C, permet de relever tous les 25 m, les épaisseurs de tourbe suivantes :
4,80 m; 4,70 m; 4,50 m; 4,40 m; 3,40 m; 0,50 m; 1,60 m; 1,90 m; 1,90 m; 1,50 m; 2,00 m; 1,90 m; 1,10 m; 0,30 m; 0,20 m; 0,70 m; 0,80 m; 0 m.

Une coupe ouest-est montre la seule cuvette (A), dans laquelle se retrouve la partie intacte de la tourbière (D-E) (figure nº 7).

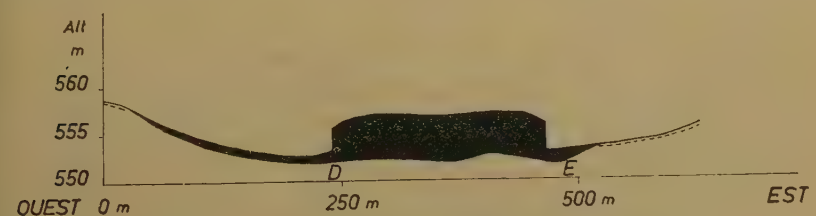


Fig. 7

Les sondages entrepris tous les 25 ms. suivant cette ligne ont donné les résultats que voici :

0 m; 0,20 m; 0,70 m; 0,70 m; 0,70 m; 0,80 m; 3,80 m; 4,80 m; 4,70 m; 3,60 m; 4,20 m; 1,20 m; 0,10 m; 0 m.

Dans la partie intacte de la tourbière, nous avons pratiqué des lignes de sondages complémentaires à distance variable.

a) *suivant une ligne Nord-nord-est passant par un Pin très visible sur la tourbe* (*carte n°*)

Sondages distants l'un de l'autre de 25 m environ.

1. Bord de la tourbière :	4,50 m de dépôt
2. A 25 m du bord :	4,30 m
3. A 50 m du bord (Pin) :	3,90 m
4. A 75 m du bord :	4,00 m
5. Au bord de la prairie (ferme) :	3,60 m

b) *suivant une ligne Sud - sud-est* à *Nord - nord-ouest*

1. Contre la tranche d'exploitation (S - S-E) :	0,40 m.
2. Au bord de l'exploitation :	2,40 m.
3. A 10 m du bord :	3,90 m.
4. A 20 m du bord :	4,40 m.
5. A 40 m du bord :	4,65 m.
6. A 75 m du bord :	4,25 m.
7. A 85 m du bord :	3,70 m.
8. A 100 m du bord :	3,95 m.
9. A 135 m du bord :	4,20 m.
10. A 155 m du bord :	4,70 m.
11. A 195 m du bord :	4,40 m.
12. A 215 m du bord :	4,75 m.

De tous ces sondages, il résulte que la portion de tourbière intacte a une épaisseur maximale de 4,80 m qui correspond au centre de la cuvette.

Ces sondages confirment le point de vue de BOUILLENNE (9) pour lequel la formation des tourbières du Haut plateau a commencé par l'installation d'une végétation turfigène dans des cuvettes qui se sont remplies de tourbe plus rapidement en leur centre que sur les bords.

« La tourbe a fini par dépasser le niveau des bords et a produit « des mamelons si considérables qu'il en est comme ceux des

« tourbières de Sourbrodt qui sont marqués sur les cartes « d'Etat-Major ».

C. Analyses chimiques des dépots tourbeux

Nous avons successivement analysé :

1) Différents niveaux pris dans l'épaisseur de la tourbière, au voisinage du Pin (Tourbière intacte voir carte n° 2).

2) Le sol de la zone à *Eriophorum vaginatum* (carte n° 2).

3) Le sol de la zone à *Carex* (carte n° 2).

4) Le sol de la zone à *Juncus effusus* (carte n° 2).

1. *Analyses de la tourbe à différents niveaux — Tourbière intacte.*

Les techniques utilisées au cours des diverses analyses ont été décrites précédemment : J. Ramaut ([10]).

Nous avons prélevé des échantillons de tourbe dont nous

TABLEAU V

Résultats en pourcents de matière sèche

Profondeur en cm	pH (frais)	Fraction soluble dans l'éther sulfurique	Fraction soluble dans l'alcool éthylique	Fraction hydrosoluble eau à 80°C	Hémicelluloses	Celluloses	Lignines	Cendres
20 à 50 cm	4.5	3.12	1.25	2.28	14.94	6.3	31.7	7.5
70 à 100 cm	4.25	1.86	1.24	1.63	19.17	12.8	36.95	3.8
120 à 150 cm	4.45	1.12	1.03	—	15.53	18.2	36.76	3.55
170 à 200 cm	4.55	2.29	2.05	0.68	14.04	21.2	42.8	4.8
270 à 300 cm	4.30	2.40	2.03	6.5	16.38	19.8	35.7	2.3
320 à 350 cm	4.40	0.5	1.28	2.06	18.5	19.2	27.7	2.0
370 à 390 cm	4.60	2.14	1.70	2.26	11.1	20.15	40.36	23.0

avons immédiatement déterminé le pH. Ils ont ensuite été desséchés à l'étuve à 100°C. La matière sèche qui en résulte a été broyée et soumise aux diverses analyses.

Le tableau V indique les pourcentages des différents constituants de la tourbe.

Ces résultats ont été comparés à ceux que WAKSMAN (11) a obtenus pour différents types de tourbes du New-Jersey.

Les conclusions suivantes nous apparaissent :

1 — Les valeurs de pH observées à Weywertz diffèrent de celles des Highmoor considérés comme typiques par Waksman en New-Jersey : les pH de ces derniers sont nettement plus acides.

2 — Le pourcentage des cendres s'y révèle inférieur à celui de la tourbière de Weywertz. Seules les strates 270 à 300 cm et 320 à 350 cm ont des pourcentages de cendres comparables.

3 — Le pourcentage en substances éthérosolubles est en général plus élevé dans les Sphagnum peat, que dans notre tourbière. Il en est de même en ce qui concerne le pourcentage de substances solubles dans l'alcool.

La fraction hydrosoluble, par contre, se montre moins élevée dans les Sphagnum peat typiques.

Ces diverses constatations indiquent une évolution vers une formation plus minéralisée.

4 — Le pourcentage en hémicelluloses, de même que celui en celluloses, exception faite de la strate 20-50 cm est du même ordre de part et d'autre. Le pourcentage en lignines est comparable également avec celui des Sphagnum peat.

D'une manière générale, la composition de la tourbe de Weywertz classe celle-ci dans le cadre des « Highmoors » typiques par la teneur en hémicelluloses, celluloses et lignines.

La tourbe située à la base du profil de la tourbière de Weywertz semble, cependant, appartenir à un type différent par ses pourcentages de cendres, de substances solubles dans l'éther dans l'alcool et dans l'eau; la couleur et la texture confirment cette manière de voir. Nous sommes tentés de penser que cette couche de tourbe provient d'associations végétables différentes dc celles des hautes tourbières; probablement d'associations de bas marais (cariçaies) semblables à celles que l'on retrouve vers le bas de la pente près de l'étang artificiel aménagé par les habitants de Ruhrhof (voir carte n° 2).

2. *Le sol de la zone à Eriophorum vaginatum*

Le dépôt tourbeux, à cet endroit, atteint une épaisseur moyenne de 1,40 m. Il s'agit de tourbe nue colonisée çà et là, d'énormes touffes d'*Eriophorum vaginatum* dont l'origine et la composition ont été examinées phytosociologiquement plus haut. Nous avons analysé des échantillons prélevés à trois niveaux différents (Tableau VI).

TABLEAU VI

Résultats en pourcents de matière sèche

Profondeur en cm	pH (frais)	Fraction éthéro-soluble	Fraction soluble dans le méthanol	Fraction hydro-soluble eau à 80°C	Hémi-celluloses	Celluloses	Lignines	Cendres
0 - 50	4.8	3.99	0.95	0.85	11.77	19.08	42.3	3.0 3.1
70 - 100	5.2	6.66	2.12	1.17	10.8	11.4	65.1	3.6
140	5.5	2.68	0.79	0.33	9.15	0.6	67.2	6

1 — La strate de 0 à 50 cm a une composition voisine de celle de la strate correspondante du profil fait au voisinage du pin; du point de vue chimique, elle correspond à une tourbière haute.

2 — Les strates de 70 cm à 100 cm et 140 cm marquent l'influence accrue des activités de la microflore qui provoque une accumulation des lignines avec disparition des autres constituants organiques. Cependant le stade où la lignine subira elle aussi des dégradations qui entraîneront la formation plus importante de cendres n'est pas encore atteint.

3. *Le sol de la zone à Carex*

Celui-ci montre un dépôt tourbeux dont l'épaisseur est assez faible, de 30 à 60 cm. Le tableau VII détaille les analyses

réalisées sur divers échantillons prélevés entre les profondeur de 30 à 50 cm.

TABLEAU VII

Résultats en pourcents de matière sèche

Profondeur en cm	pH (frais)	Fraction éthéro-soluble	Fraction soluble dans le méthanol	Fraction hydro-soluble eau à 80°C	Hémicelluloses	Celluloses	Lignines	Cendres
30 - 50	5.6	1.10	0.76	0.3	6.41	10.6	30	28.6

Ici, la matière organique est nettement minéralisée. Toutes les analyses démontrent que la tourbe n'est pas celle d'un *Highmoor*, mais appartient à une *formation moins acide* caractérisée par une diminution importante des pourcentages en celluloses et hémicelluloses avec une augmentation parallèle du pourcentage des cendres.

4. *Le sol de la zone à Juncus Effusus*

Il présente beaucoup d'analogies avec celui de la zone à Carex en ce sens qu'il montre une minéralisation très avancée et ne correspond pas aux formations des Highmoor. Au contraire, un tel sol se rapproche par ses caractéristiques d'une tourbe sédimentaire où le pourcentage en cendres peut atteindre 60 %. (Tableau VIII).

TABLEAU VIII

Résultats en pourcents de matière sèche

Profondeur en cm	pH (frais)	Fraction éthéro-soluble	Fraction soluble dans le méthanol	Fraction hydro-soluble eau à 80°C	Hémicelluloses	Celluloses	Lignines	Cendres
30 à 40	5.5	0.89	1.16	0.6	3.73	9.7	30.1	56.5

L'étude comparative des tableaux V-VI-VII-VIII fait apparaître deux groupes distincts de faciès :

a) la zone à *Carex* (tableau VII) et la zone à *Juncus* (tableau VIII).

b) la tourbière intacte, haute (tableau V) et la zone à *Eriophorum* (tableau VI).

Ces deux groupes montrent les caractéristiques suivantes du point de vue pH et pourcentages en cendres :

a) *Zone à Carex et zone à Juncus*

1 — Les pH sont respectivement 5.6 et 5.5; ils concordent avec ceux d'un bas-marais ou d'une tourbière basse.

2. Les pourcentages en cendres sont 28.6 et 56.5 c'est-à-dire nettement plus élevés que ceux qui appartiennent aux tourbières hautes.

Insistons sur le fait que ces pourcentages en cendres ne peuvent résulter uniquement d'un apport minéral des plantes qui ont formé la tourbe, mais qu'il faut faire intervenir une participation du substrat ou des eaux d'alimentation (Jonçaie). Les pourcentages plus élevés dans le cas de la Junçaie s'expliqueraient par une alimentation permanente en eau, alors que dans la cariçaie il y a stagnation de celle-ci.

b) *Tourbière intacte et zone à Eriophorum*

1 — Les pH sont voisins de ceux d'une tourbière haute typique (voir tableaux V et VI).

2 — Les pourcentages en cendres sont également comparables. En aucun cas, ils ne correspondent à ceux des zones à *Carex* ou à *Juncus* (tableaux VII et VI).

Les végétations respectives de la tourbière haute et de la zone à Eriophorum sont différentes. Mais le fait que la végétation s'est maintenue typiquement à une place alors qu'à une autre place une végétation à base d'*Eriophorum* s'est installée s'explique aisément car la zone actuellement colonisée par *Eriophorum vaginatum* n'est plus qu'une sole d'exploitation dont la tourbe a été entièrement remaniée.

Le pourcentage en cendres de la strate la plus ancienne de la tourbière haute (23 %) indique que celle-ci s'est installée aux dépens d'une tourbière basse où les éléments d'une cariçaie dominaient.

Conclusions générales des notes 1 et 2

1. La tourbière de Weywertz s'est formée dans des légères dépressions correspondant au modelé du sol. Actuellement la partie non exploitée présente une épaisseur de tourbe d'environ 4 mètres.

2. C'est une tourbière acide de pH environ 4.0, mais sillonnée par des bandes à pH plus élevé (5.5). Ces bandes sont occupées par des associationsvégétales de tourbières basses.

3. Plusieurs associations végétales sont décrites :

1) les associations de la tourbière haute

a) l'association à *Sphagnum medium*, couverture végétale de la partie tourbeuse intacte.

b) l'association à *E.vaginatum* et *S.recurvum*. Les associations à *Sphagnum medium*, à *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum* doivent être rattachées à des associations de type subcontinental telles que le Vagineto Sphagnetum recurvi Weber et le Calluneto Sphagnetum medii Oswald, toutes deux rangées par Duvigneaud dans la sous-alliance sèche Sphagnion medio fusci caractéristique des tourbières « typiquement ombrogènes ».

L'hypothèse est émise que l'association à *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*, dans laquelle s'introduisent les bouleaux sur la tourbière intacte, serait une conséquence d'un incendie superficiel.

2) les associations de bas-marais

a) l'association à *Carex* diverses sp., prairie aquatique occupant la région voisine de l'étang du Ruhrhof et diverses fosses d'extraction de tourbe.

b) l'association à *Juncus effusus* et *Angelica silvestris* caractérisant les endroits de ruissellement.

Ces deux associations doivent être rattachées au *Parvocaricetum Goodenoughii* (Braun-Blanquet 1915), au *Juncetum acutiflorii, Angelico stellarietosum uliginosae* (Duvigneaud 1943).

4. Plusieurs faciès d'altération ont été déterminés et caractérisés :

1) Desséchement artificiel de la surface de la tourbière haute; dans l'ordre d'un asséchement progressif :

a) Installation de *Molinia coerulea.*

b) Extension des buissons de *Calluna vulgaris.*

c) Extension de *Cladonia* avec élimination progressive de *Calluna vulgaris.*

d) Apparition de *Deschampsia flexuosa.*

2) Arasement de la tourbière : extension de *Molinia coerulea.*

5. Les facteurs responsables de l'extension de Molinia sont le fauchage et l'exploitation de la tourbe.

6. Le stade ultime de l'extension de *Molinia* en peuplements purs n'existe pas dans cette tourbière. Le maintien d'une nappe aquifère assez proche de la surface du sol (à cause de la présence de l'étang de Ruhrhof) permet la reprise d'associations turfigènes entrant en compétition avec *Molinia.*

7. Les principaux groupes de recolonisation tourbeuse sont les suivants :

a) faciès à *Sphagnum recurvum* s'installant à partir des creux entre les touffes de *Molinia.*

b) faciès à *Sphagnum recurvum* et *Eriophorum vaginatum* dans les endroits plus humides qu'en *a*).

c) faciès à *Eriophorum vaginatum* et *Zygogonium ericetorum* sur des soles d'exploitation très humides.

8. Une carte à grande échelle a été dressée qui montre la disposition et l'étendue des divers groupements végétaux de la tourbière de Weywertz

9. L'étude des associations végétales montre clairement qu'une tourbière dégradée par fauchage, exploitation ou drainage peut se reconstituer. *Sphagnum recurvum* et *Eriophorum vaginatum* sont les deux plantes qui marquent le début de cette évolution, qui peut être très rapide mais *qui exige la présence d'une nappe aquifère à très faible profondeur ou en surface.*

La tourbière de Weywertz est un magnifique exemple naturel de ce qui pourrait et devrait être réalisé dans les Hautes Fagnes de Belgique, dans le cadre du Parc National, pour restaurer les équilibres naturels détruits par l'homme.

10. L'analyse chimique des différentes couches de tourbe a montré que la couche la plus inférieure de la tourbière encore intacte n'a pas une composition de « Highmoor » mais bien de tourbière basse et se rapproche de celle de l'association à *Carex.* La tourbière haute de Weywertz s'est donc très vraisemblablement formée à partir d'une mare tourbeuse à *Carex.*

11. Les analyses chimiques du sol montrent que :

a) Les diverses couches de la tourbière intacte à l'exception de la couche basale diffèrent un peu du Highmoor typique (WAKSMAN) par :

des pH moins acides,

un pourcentage en cendres plus élevé,

un pourcentage en substances solubles dans l'éther et l'alcool moins élevé.

Les pourcentages en hémicelluloses, celluloses et lignines sont, par contre, comparables à ceux du Highmoor type.

b) La tourbe nue coloniser par *Eriophorum vaginatum*, a une composition voisine de celle d'un Highmoor type.

c) Les zones à *Carex* et *Juncus effusus* ont un sol nettement minéralisé caractérisé par :

des pH beaucoup moins acides,

des pourcentages en cendres plus importants,

des pourcentages en hémicelluloses et celluloses moindres.

Ce sont des formations de tourbières basses.

12. Bien que la végétation des tourbières soit oligotrophe, les constituants minéraux de la tourbe jouent un rôle important dans la distribution des groupements, à fortiori dans le cas d'une tourbière ombrogène qui n'a d'autre source minérale que celle provenant des végétaux qui la colonisent.

13. L'importance des constituants organiques se révèle en fait moins grande que l'on ne le supposait auparavant. La caractérisation d'une tourbe en fonction les seuls constituants organiques est toujours très approximative.

14. La plupart des plantes qui colonisent la tourbière de Weywertz ont des pourcentages en cendres relativement faibles. *Sphagnum papillosum* atteint cependant jusqu'à 4,2 %.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE,
Institut de Botanique
et Station Scientifique des Hautes Fagnes

LÉGENDE DE LA CARTE N° 2
présentée page 265 dans la 1re note

1. Lande remaniée à *Nardus*.
2. Jonçaie à *Juncus effusus*, *Angelica silvestris* et *Cirsium palustre*.
3. Cariçaie à *Carex rostrata*, *C. Goodenoughii*, *C. canescens*, *C. echinata*.
4. Fosses d'exploitation de tourbe, dont le plan d'eau est entièrement recouvert par une strate sphagnale, surtout *Sphagnum recurvum*.
5. Recolonisation de tourbe nue par *Eriophorum vaginatum*.
6. Recolonisation de tourbe nue par *Eriophorum vaginatum* avec un feutrage de *Zygogognium Ericetorum*.
7. Recolonisation de tourbière altérée par *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum recurvum* et *Molinia coerulea*.
8. Recolonisation de tourbière altérée par *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*, avec dominance de *Molinia coerulea*.
9. Stade initial de tourbière à *Sphagnum papillosum*.
10. Tourbière à coussins de *Sphagnum medium* et *rubellum* avec *Calluna vulgaris*.
11. Tourbière à *Sphagnum medium* avec cycle de reconstitution à *Rhynchospora alba;* présence de *Trichophorum germanicum*.
12. Tourbière à *Sphagnum medium* et *rubellum* et *Calluna vulgaris* avec nombreux cespites d'*Eriophorum vaginatum*.
13. Tourbières à cespites d'*Eriophorum vaginatum* et plages de *Sphagnum recurvum*. Présence de buttes de *Sphagnum medium* et *rubellum*. Coussins couverts d'*Empetrum nigrum;* jeunes bouleaux.
14. Tourbières à cespites d'*Eriophorum vaginatum* et plages de *Sphagnum recurvum* dominant, en mosaïque avec des coussins de *Sphagnum medium* et *rubellum;* jeunes bouleaux.
15. Lande tourbeuse à Erica Tetralix avec coussins de *Polytrichum strictum Leucobryum glaucum* et *Sphagnum compactum*.
16. Tourbière à cespites de *Molinia coerulea* et touffes de *Calluna vulgaris* sur des coussins de *Sphagnum* du groupe *cymbifolia;* présence de *Sphagnum fimbriatum*.
17. Lande à *Calluna vulgaris* et *Cladonia* div. sp. sur les bords asséchés et dégradés de la tourbière haute.
18. Touffes vigoureuses de *Deschampsia flexuosa* sur tourbe dégradée et pulvérulente des bords de la tourbière haute.
19. Bois de bouleaux pubescents à *Molinia coerulea*.
20. Localisation des parcelles fauchées en 1955.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Duvigneaud P., Classification phytosociologique des tourbières de l'Europe. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **31**, 1949.

(2) Duvigneaud P., Contribution à l'étude phytosociologique des tourbières de l'Ardenne. Les « Caricetalia Fuscae » au Plateau de Recogne. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **75**, 1943.

(3) Schwickerath M., Das Hohe Venn und seine Randgebiete. *Pflanzensoziologie*, **4**, Fischer 1944.

(4) Fouarge M., Recolonisation des tourbières exploitées de la Baraque Michel. *Soc. Roy. Sciences de Liège*, 2, 3 et 4, 1936.

(5) Vanden Berghen C., Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Communication* 17, *Centre recherches écologiques et phytosociologiques de Gembloux*, 1951.

(6) Bouillenne R., Deuse P., Streel M., Introduction historique à l'étude des tourbières de la fagne des Deux Séries. *Bull. Soc. Roy. Sciences de Liège*, n° 5, 1956.

(7) Abbé Bastin, « *La Fagne Wallonne* », 1928.

(8) Deuse P., Sur les caractères écologiques de *Molinia Coerulea Moench*. *Lejeunia*, **13**, 1949.
Deuse P., Sur les caractères écologiques de *Molinia Coerulea Moench*. *Lejeunia*, **14**, 1950.

(9) Bouillenne R., Le futur Parc national des Hautes-Fagnes, *Bull. Assoc des Amis de la Fagne*, 1, 1938.
Bouillenne, R. et M. Bouillenne-Walrand, *Contribution à la Phytogéographie des Hautes Fagnes en Belgique*, Imprimerie J. Duculot, Editeur; Gembloux 1935.
Bouillenne R., Le rôle des « Sphagnatalie » dans la vie des tourbières des Hautes-Fagnes. *Vegetatio*, *Acta geobotanica*, Vol. V-VI. Den Haag, 1954.
Bouillenne R., Facteurs climatiques et tourbières. Nature des déséquilibres biologiques et hydriques dans les Hautes-Fagnes. *An. Ecole Nat. Agriculture*, *Montpellier*. T. 29, 3 et 4, 1954.
Bouillenne R., *Les Hautes-Fagnes de la Belgique*. 49 p. 17 fig. Universal Copy, Liège, 1954.

(10) Ramaut J., Etude biochimique des tourbières acides de la Baraque Michel. I. Introduction et Techniques chimiques. *Lejeunia*, **12**, 1948. — II. Analyses et Profils. *Lejeunia*, **12**, 1948.

(11) Waksman S. A., Peats of New-Jersey : Peats and their Utilization. *Part A.*, *Geologic Serie*, 1942.

(12) Ramaut J., Composition chimique de quelques types de sols acides et leur microflore fongique. *Lejeunia*, **15**, 1951.

(13) Nils Malmer and Hugo Sjors., Some determinations of Elementary Constituents in Mire Plants and Peat. *Botaniska Notiser*, **108**, 1, 1955.

(14) Tamm, C. O., Some observations on the nutrient Turn-Over in a Bog Community dominated by *Eriophorum vaginatum*. *Oikos*, **5**, 2, 1954.

Bull. Soc. Royale Sciences Liège, 26e année, nº 4, 1957, pp. 210-214

NOTE SUR L'EXISTENCE D'UNE TOURBE A *Narthecium ossifragum* DANS LES COUCHES ANCIENNES D'UNE TOURBIÈRE DU PLATEAU DES HAUTES-FAGNES

par M. STREEL (*)

RÉSUMÉ

La découverte d'une tourbe à *Narthecium ossifragum* dans le fond d'une tourbière de pente en Ardenne orientale (Fagne wallonne) constitue un élément nouveau pour l'étude stratigraphique des différentes associations végétales qui se sont succédées sur le plateau des Hautes Fagnes Belges.

Cette association à *Narthecium ossifragum* qui n'a, à notre connaissance, jamais été rencontrée à l'état subfossile met en évidence le caractère très particulier des tourbières de pente du Haut Plateau de la Baraque Michel par rapport aux tourbières exclusivement ombrogènes.

Les analyses polliniques de tourbières du plateau de la Baraque Michel, effectuées dès 1936 par R. et M. BOUILLENNE et collab. (1) ont permis à ces auteurs d'esquisser l'évolution forestière de cette région. Ils ont montré que si de la tourbe s'est accumulée, dès le Préboréal, au fond des viviers, c'est à la fin de la période boréale et au début de la période atlantique, que les vastes étendues de tourbières de pente se sont développées sur le Haut Plateau.

Par l'emploi d'une technique voisine, l'identification des structures végétales conservées dans la tourbe, nous apportons non seulement une confirmation des résultats des analyses polliniques, mais aussi le moyen — ce qui est d'un intérêt essentiel pour le phytosociologue —, d'esquisser avec certitude, la succession des associations végétales dans les différents horizons tourbeux et de comprendre certains faits qui concernent l'évolution récente de la végétation des tourbières hautes de l'aire atlantique.

JONAS (1935) (2), SCHWICKERATH (1937) (3), GODWIN & CONWAY (1939)(4), PERSCH (1950)(5) ont mis en évidence le rôle important joué par *Sphagnum imbricatum* dans la construction

(*) Présenté par M. Bouillenne-Walrand.

des assises de tourbe en Europe occidentale, alors que cette sphaigne fait presque complètement défaut dans le tapis végétal actuel.

Cette disparition de *Sphagnum imbricatum* est interprétée généralement comme le résultat d'une variation climatique dans le sens d'un assèchement atmosphérique qui aurait affecté l'Europe occidentale. Godwin & Conway (1939)(4) insistent sur la présence au-dessus de cette tourbe d'un mince horizon de tourbe noire amorphe, résultat probable d'un embruyèrement de la tourbière.

Vanden Berghen (1951)(6) a vu, dans le développement actuel des tourbières à *Narthecium ossifragum*, espèce eu-atlantique, un retour de conditions favorables à la croissance des sphaignes. Il écrit : « le développement et même l'apparition de la tourbière » de pente à *Narthecium ossifragum* en Campine et en Ardenne » orientale, sont très probablement des phénomènes relativement » récents. En effet la couche de tourbe édifiée par le Narthecietum » ne dépasse que rarement 30 cm.

» D'autre part, les assises tourbeuses de ce groupement faci- » lement identifiables par des rhizomes très typiques, *n'ont jamais* » *été trouvés à l'état subfossile.* »

Cet auteur constate d'ailleurs qu'Osvald (1949)(7) dans une tourbière d'Irlande ne trouve une tourbe à *Narthecium* et sphaignes qu'au sommet d'un profil où la tourbe à sphaignes atteint 4,5m. Osvald (1949)(7) est moins précis que Vanden Berghen (1951)(6) puisqu'il écrit : « la *dominance* de *Narthecium* dans la végétation » semble être un phénomène comparativement récent. »

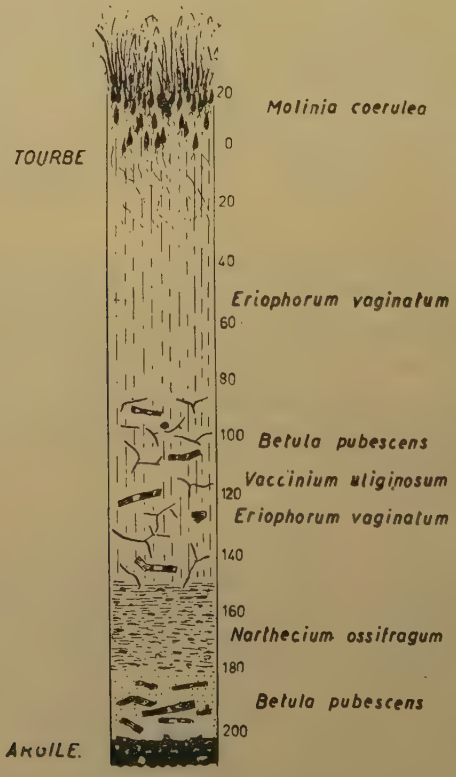
* * *

Au cours d'une étude stratigraphique des tourbières de la fagne wallonne, nous avons identifié une couche de tourbe formée presqu'exclusivement par *Narthecium ossifragum*, dont l'épaisseur moyenne est de 50 cm et dont la position à la partie inférieure du profil tourbeux révèle une origine incontestablement ancienne.

A l'état subfossile, cette couche se caractérise par une stratification très serrée de structures lamellaires, dans laquelle des rhizomes apparaissent laminés et se confondent facilement dans le feutrage homogène des feuilles. Isolés de ce feutrage, ces rhizomes présentent toutes les caractéristiques morphologiques des rhizomes de *Narthecium ossifragum*.

La position stratigraphique et les renseignements que l'on peut tirer des variations d'épaisseur de la couche à *Narthecium* feront l'objet d'une publication ultérieure, dans le cadre d'une étude sur l'évolution des associations végétales à sphaignes de la Fagne wallonne et de la fagne de Clefay.

Nous croyons cependant utile de décrire ici un profil type dans la tourbière de fagne wallonne, mettant en évidence une assise de tourbe à *Narthecium*. Nous avons établi ce profil à la suite d'une analyse sommaire des vestiges organiques d'échantillons de tourbe prélevés, à intervalles de 10 cm, sur la paroi rajeunie de la tranche d'exploitation de la partie sud de la tourbière (voir profil et photo).



Le profil montre que l'assise à *Narthecium* repose sur un lit de bouleaux englobés dans une tourbe de faible épaisseur sans structure identifiable et que celui-ci est en contact avec une argile grisâtre encombrée de cailloux de Quartzite.

L'assise à *Narthecium* est homogène et épaisse d'une trentaine de centimètres. On peut y trouver quelques fragments de feuilles de *Sphagnum* du groupe « acutifolia ».

L'assise à *Narthecium* est surmontée d'une tourbe à *Eriophorum vaginatum* épaisse de 1,50 m, dont les couches inférieures présentent de nombreuses branchettes de *Vaccinium uliginosum* et quelques souches de *Betula pubescens*. Nous y avons identifié des feuilles de *Sphagnum medium* et des fragments de feuilles de *Sphagnum* du groupe « acutifolia ».

Dans les couches supérieures de cette tourbe à *Eriophorum vaginatum*, parmi les racines vivantes de *Molinia coerulea* qui domine actuellement sur cette partie de la tourbière, nous avons trouvé des feuilles de *Sphagnum* du groupe « cuspidata ».

L'assise de tourbe à *Narthecium ossifragum* est visible sur une longueur de 500 m, respectivement dans les deux tranches d'exploitation qui sont parallèles à cet endroit. Nous l'avons identifiée également en amont de ce massif tourbeux, au hasard de quelques tranches d'exploitations abandonnées.

* * *

Photographie de la paroi rajeunie de la tranche d'exploitation de la tourbière étudiée.
La zone à *Narthecium ossifragum* se distingue fort bien au bas de la figure (flèche).

Les analyses polliniques de Bouillenne et coll. (1937)([1]) ont permis de dater l'origine de tourbières à profils comparables, à la période transitoire boréale-atlantique et la succession Bouleau — Narthécie que nous avons mise en évidence à la base de la tourbe, illustre d'une manière convaincante cette théorie. A la période atlantique, l'association à *Narthecium* devait donc couvrir de grandes surfaces sur le flanc nord-est du « Set champ principal » de Botrange, à l'aval des nombreuses sources qui encerclent la calotte limoneuse du sommet.

Bouillenne (1938)([8]) a mis en évidence les liens étroits qui unissent *Narthecium ossifragum* à l'eau courante des sources du Haut-Plateau. Actuellement, c'est au voisinage de ces sources que *Narthecium* est localisé (*).

A la lumière de ces faits nouveaux, il n'est plus possible d'envisager, comme le dit Vanden Berghen (1951) ([6]) une apparition récente de la tourbière de pente à *Narthecium* en Ardenne orientale. Nous devons dès maintenant la dater de la période atlantique (environ — 5.000 ans à — 2.000 ans).

La découverte de cette tourbe ancienne à *Narthecium* nous amène à insister sur le fait qu'il ne faut pas associer l'évolution de la végétation des tourbières d'Ardenne orientale à celles du Bas-pays; les premières s'individualisant nettement comme l'a démontré Bouillenne (1934)([9]) par leur caractère de *tourbière de pente*.

Université de Liège,
Station Scientifique des Hautes-Fagnes.

(*) *Narthecium ossifragum* participe également au cycle de régénération et d'érosion de la végétation dans la partie intacte au centre de la fagne wallonne.

Au cours de forages réalisés jusqu'à une profondeur de 5,60 m dans l'épaisse assise tourbeuse qui s'y est développée, nous avons identifié au sein d'une tourbe à *Sphagnum imbricatum*, plusieurs niveaux à *Narthecium ossifragum*. L'analyse inachevée ne nous permet pas encore d'affirmer la continuité du cycle de régénération et d'érosion à *Narthecium ossifragum* à travers toute l'épaisseur de la tourbière.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

(1) R. et M. Bouillenne et collab. : Les viviers du plateau de la Baraque Michel. *Soc. Roy. des Sciences de Liège*, 12, 1937.
(2) Fr. Jonas : Die vegetation des Hochmoore am Nordhummling. Berlin, 1935.
(3) M. Schwickerath : Die nacheiszeitliche Waldgeschichte des Hohen Venns und ihre Beziehungen zur heutigen Vennvegetation ; *Abh. d. Preuss. Geolog. Landesaustalt. N.E.H.*, 184, 1937.
(4) H. Godwin and V. M. Conway : The ecology of a raised bog near Tregaron, Cardiganshire. *The Journal of Ecology* Vol. XXVII. 2, 1939.
(5) Fr. Persch : Zur postglazialen Wald — und Moorentwickelung im Hohen Venn. *Decheniana* : Band 104, 1950.
(6) C. Vanden Berghen : Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* Tome 84, 1951.
(7) H. Osvald : Notes on the Vegetation of British and Irish Mosses. *Acta phytog. Suecica.* 26. Uppsala, 1949.
(8) R. Bouillenne : Le futur parc national des Hautes Fagnes. *Hautes Fagnes*, 1, 1938.
(9) R. Bouillenne : Les eaux des tourbières du plateau de la Baraque Michel, *An. Soc. Géol. Belg.*, 57, 5, 1934.

30808 Centerick

Bull. Soc. Royale Sciences Liège. 27e année, nº 3-4, 1958, pp. 104-117

LES TOURBIÈRES DE LA FAGNE WALLONNE ET DE LA FAGNE DE CLEFAY (*)

M. Streel
Assistant à l'Institut de Botanique
Université de Liège

Dans le cadre des recherches entreprises depuis de nombreuses années à la Station scientifique des Hautes Fagnes, nous nous sommes attaché à l'étude écologique et phytosociologique des tourbières de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay parce que, d'une part, elles sont peut être les seules tourbières intactes existant encore sur le haut plateau de la Baraque Michel et que, d'autre part, elles sont considérées comme appartenant à des associations végétales distinctes (voir Carte I).

En Europe, l'étude des tourbières — de la végétation qu'elle porte ou de la tourbe elle-même —, a débuté au siècle dernier. C'est en Scandinavie qu'elle prit son essor et c'est là que s'édifièrent les premières méthodes d'analyse phytosociologique. Aujourd'hui, les publications concernant les tourbières sont très nombreuses, et on le comprend, car elles apportent des renseignements précieux dans chaque région sur l'évolution des climats et des végétations quaternaires.

En ce qui concerne la classification des végétations actuelles, de nombreux essais de synthèse, basés le plus souvent sur des caractéristiques climatiques, ont été proposés. En dépouillant cette littérature, on acquiert rapidement l'impression que ces systèmes de classification reposent sur beaucoup d'à priori. Cette impression se renforce à l'étude approfondie d'un territoire particulier tel le plateau des Hautes Fagnes.

En effet, si l'on compare entre elles les conclusions des quelques auteurs qui ont décrit la végétation des tourbières à

(*) Présenté par R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand.

Carte I

Sphaignes de cette région, on constate de profondes divergences de vue. L'association dominante, la plus représentative des Hautes Fagnes est

selon Bouillenne, 1931 ([1]), un *Calluneto-vaginato-sphagnetum*

Schwickerath 1937 ([2]), un *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum.*

Schwickerath 1944 ([3]), un *Sphagnetum papillosi vaginetosum.*

Vanden Berghen 1950 ([4]), un *Sphagnetum papillosi vaginetosphagnetosum recurvi.*

Deuse, Ramaut, Streel 1957 ([5]), un *Vaginato-sphagnetum recurvi.*

Tous ces auteurs sont d'accord pour voir les espèces dominantes dans la linaigrette (*Eriophorum vaginatum*) et trois espèces de Sphaignes (*Sphagnum medium*, *S. papillosum*, *S. recurvum*) mais pourtant ils n'arrivent pas à s'entendre sur l'importance qu'il convient de donner à chacune de ces espèces dans l'évolution des

tourbières. En effet, les observations ont été faites à des endroits différents selon des techniques différentes, parfois, avec une conception personnelle de la notion même de l'association végétale.

En fait, jusqu'ici, on s'en est tenu à constater que les deux tourbières du Haut plateau, les plus souvent citées «parce qu'encore à peu près intactes », celle de la Fagne wallonne et celle de la Fagne de Clefay, distantes l'une de l'autre de 2 km à peine, sont aussi les deux tourbières dont les végétations s'écartent le plus. A tel point que, si l'on doit suivre les systèmes de classification des tourbières européennes les plus souvent proposés, on est placé devant les conclusions suivantes :

en Fagne wallonne, l'association végétale dominante est typique d'un climat océanique,

en Fagne de Clefay, l'association végétale dominante présente des caractères continentaux accusés.

Il est évident que de telles conclusions sont déconcertantes; elles ne correspondent pas à la réalité climatique, donc elles révèlent l'insuffisance des systèmes de classification.

Nous nous sommes attaché à découvrir les causes véritables qui ont provoqué une telle divergence entre les végétations de deux tourbières *aussi proches* que le sont la Fagne wallonne et la Fagne de Clefay.

* * *

Nous avons abordé cette étude par étapes.

Comparant les deux fagnes selon leurs aspects topographiques, microclimatiques et historiques, nous concluons à une identité actuelle de leurs conditions du milieu.

En quelques mots, voici quelles sont ces conditions :

1) La Fagne wallonne et la Fagne de Clefay, appartiennent à deux assises tourbeuses isolées l'une de l'autre.

2) Chacune de ces deux assises tourbeuses a la forme d'une très large selle qui repose sur un sol imperméable là où le relief présente un col très aplati.

3) En périphérie de chacune d'elles, il existe de petites tourbières en forme de lentilles biconvexes dont la caractéristique est d'être alimentée par les sources qui suintent de la nappe phréatique existant dans les sols limoneux des crêtes appelées « Setchamp ».

4) Les parties centrales ne peuvent plus actuellement recevoir

l'eau de ces sources puisqu'elles sont isolées de celles-ci par un drainage artificiel important résultant principalement de l'exploitation de la tourbe.

5) L'action humaine, sous la forme du fauchage, du pâturage, de l'incendie, de l'exploitation de la tourbe, du drainage et des plantations a modifié profondément, dans le sens de la destruction, les associations végétales à Sphaignes. Elles subsistent aujourd'hui, seulement au niveau du col, symétriquement sur les deux tourbières, sur une superficie totale d'environ 80 hectares, soit 10 % de la surface tourbeuse. Sur cette faible superficie, l'influence humaine n'a pas laissé de traces. Ailleurs, une graminée «*Molinia coerulea*» s'est substituée aux Sphaignes comme cela est bien connu aujourd'hui. (BOUILLENNE 1938 ([6]), 1953 ([7]), 1954 ([8]), DEUSE 1947 et 1948 ([9])).

Nous avons réalisé l'étude phytosociologique de ces deux tourbières selon les méthodes habituelles. Nous en avons repéré les différentes associations et nous les avons cartographiées. Nous avons ensuite comparé leurs parties intactes. Nous concluons, comme le laissait supposer notre étude bibliographique, à une divergence profonde des végétations sous les points de vue physionomiques et sociologiques.

Nous résumerons nos conclusions en examinant les tableau I et II.

Sur chacune des tourbières, nous avons relevé systématiquement tous les 20 pas, 4 m² de terrain, totalisant ainsi plus de 50 relevés sur chaque tourbière. Le tableau I montre le pourcentage de rencontre de chaque espèce de Sphaignes :

Sphagnum papillosum domine en Fagne wallonne et *Sphagnum recurvum* en Fagne de Clefay;

Sphagnum molluscum, *S. imbricatum* et *S. palustre* sont plus abondants en Fagne wallonne qu'en Fagne de Clefay;

Sphagnum fuscum est localisé à la seule Fagne de Clefay.

Le tableau II exprime que l'association qui domine en Fagne wallonne est formée surtout par *Sphagnum papillosum* et comprend *Narthecium ossifragum* et que l'association qui domine en Fagne de Clefay, est formée par *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*.

La différence entre les deux tourbières est la plus marquée au niveau des cols. On voitqu'en Fagne wallonne la nappe aquifère

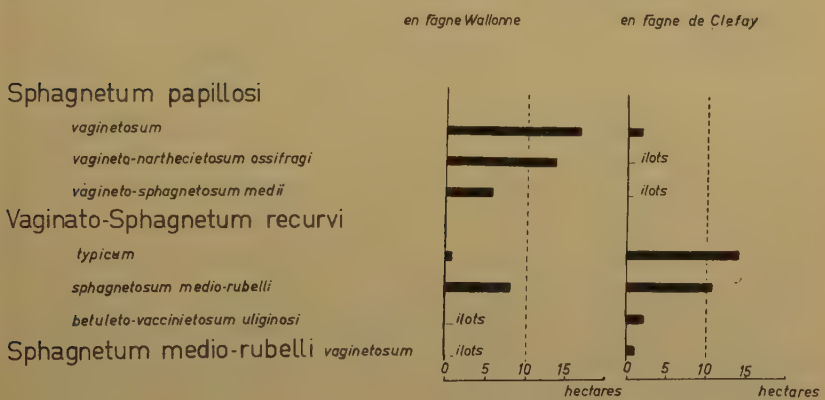
TABLEAU I

Pourcentage de rencontre des Sphaignes sur les deux tourbières

Tribus	Espèces	En Fagne wallonne	En Fagne de Clefay
Cuspidata	S. recurvum	77	*100*
	S. molluscum	48	14
	S. cuspidatum	2	10
Cymbifolia	S. papillosum	*97*	64
	S. medium	73	60
	S. imbricatum	34	4
	S. palustre	50	4
Acutifolia	S. rubellum	24	26
	S. fuscum	—	6
	S. fimbriatum	12	8
Rigida	S. compactum	3	—
Subsecunda	S. subsecundum	2	—

TABLEAU II

REPARTITION DES ASSOCIATIONS VEGETALES



affleure au ras des Sphaignes et remplit d'eau les « Schlenken » (voir carte I : A) tandis qu'en Fagne de Clefay, les coussins de Sphaignes sont très épais, au-dessus du plan d'eau (voir carte I : B).

Cependant, on peut constater que toutes les associations que nous avons repérées existent, à la fois sur les deux tourbières mais que, d'une part, certaines d'entre elles ont une superficie tellement faible qu'elle ne peut être cartographiée à l'échelle d'une carte phytosociologique et que, d'autre part, l'association à *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum recurvum* et *S. medium*, bien représentée en Fagne de Clefay, se trouve en Fagne wallonne, seulement en périphérie de l'association dominante de cette dernière fagne (*Sphagnum papillosum* et *Narthecium ossifragum*).

Il n'y a donc pas de différences qualitatives entre les associations végétales des deux tourbières mais bien des différences dans la distribution de ces associations et dans leur importance respective.

Le fait de trouver toutes les associations végétales sur chaque tourbière, laisse supposer que les différences résident surtout dans un développement inégal de certaines de ces associations, les unes prenant localement une importance considérable, les autres étant extrêmement réduites.

* * *

Ceci laisse entrevoir la possibilité d'une évolution dans le temps et dans l'espace d'une association végétale vers une autre association végétale.

Ce phénomène peut être mis en évidence : nous l'avons fait en Fagne wallonne, en nous basant sur des observations de TINBERGEN ([10]), réalisées en 1938.

Sur une ligne de 500 mètres, traversant la tourbière, TINBERGEN a décrit la végétation en dessinant fidèlement les contours de groupes végétaux définis, à l'intérieur de carrés de 2 mètres de côté, pris systématiquement tous les 10 mètres.

Vingt ans après, nous avons refait ce même travail et, si nous n'avons pu évidemment retrouver l'emplacement et l'orientation exacte de chacun des carrés dessinés par TINBERGEN, nous pouvons cependant affirmer que le trajet suivi est identique et que l'erreur probable sur la distance qui sépare nos carrés de ceux de TINBERGEN, ne dépasse pas 10 mètres sur les 500 que nous avons parcourus et

qui passent à travers la tourbière aliant des parties marginales à la région centrale.

Or, la végétation a évolué en 20 ans d'une manière telle que cette erreur est négligeable.

Voici les résultats de cette confrontation (voir BOUILLENNE et STREEL 1957 ([11])).

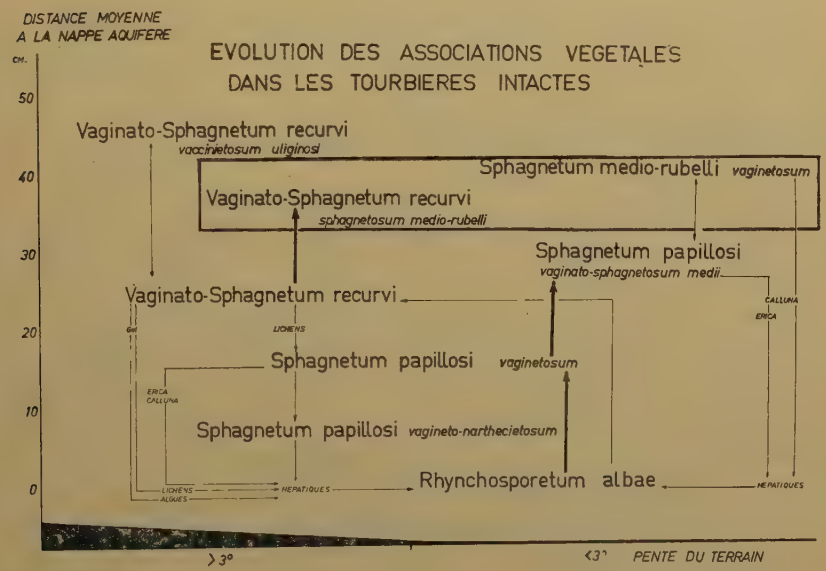
1) Dans les parties marginales de la tourbière, soit sur une longueur de 100 mètres, les affleurements du plan d'eau (appelés « Schlenken » par les auteurs allemands), ont très nettement régressé tandis que parallèlement les tapis de *Sphagnum papillosum* ont augmenté leurs surfaces.

2) Le développement de *Sphagnum papillosum* est encore plus évident dans la partie centrale étudiée.

3) Aux extrémités de la ligne inventoriée, là où TINBERGEN signalait beaucoup de *Sphagnum papillosum*, on trouve aujourd'hui des coussins importants de *Sphagnum medium* alors que cette espèce qui appartient à la tribu des *Cymbifolia* n'est même pas signalée par TINBERGEN.

Des observations comme celles-là, nous permettent de relier les associations végétales identifiées par des flèches indiquant le sens de leur évolution.

TABLEAU III



Nous proposons l'évolution de la végétation telle que la représente le tableau III.

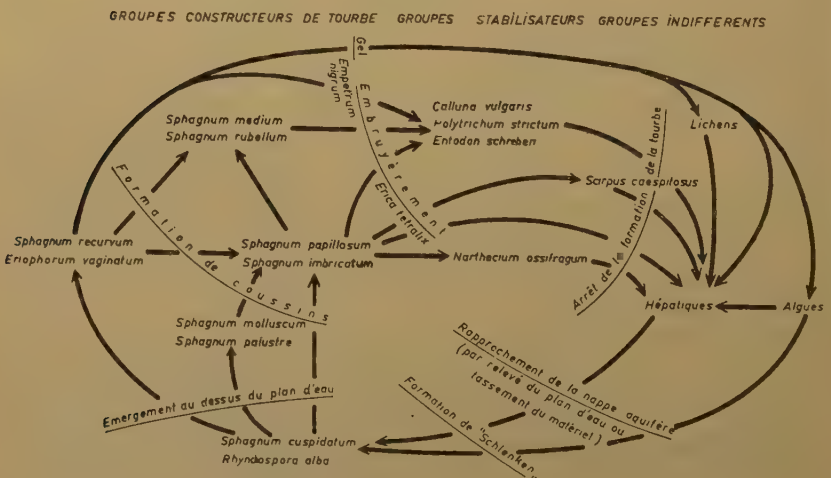
Comment s'effectue, au cours des années, cette évolution et sous l'action de quels facteurs ?

Dans le but de résoudre ce problème, nous avons cherché à savoir quelles ont été, à une place donnée, les groupes végétaux qui ont précédé les associations actuelles. Nous avons ouvert dans les aspects les plus divers du tapis végétal des deux tourbières, des tranchées, qui recoupent des ensembles de groupes végétaux vivants et sur les parois desquelles la succession des espèces apparaît dans la stratification plus ou moins tourbeuse des végétaux morts.

D'autre part, ces « Transects » permettent un grand nombre d'observations de caractères écologiques. Ils rencontrent dans la végétation superficielle un certain nombre de biotopes qui se répètent — c'est-à-dire de « Catenas » — et la répétition de ces biotopes met en évidence des espèces qui y atteignent leur optimum de vitalité.

Une grande partie de notre travail est consacrée au dépouillement de ces nombreuses observations. Elle permet d'établir un schéma qui montre comment se construisent les associations végétales à Sphaignes dans les différentes tourbières (voir tableau IV). Les documents complets en seront publiés ailleurs. Nous donnerons ici l'essentiel des résultats.

TABLEAU IV



Nous avons groupé les espèces par affinités de comportement vis-à-vis d'un même facteur du milieu : la distance qui les sépare du plan d'eau, considérant ce facteur comme écologiquement important. En effet, les Sphaignes par leur croissance en hauteur (qui atteint parfois 3 cm par an), élèvent localement la végétation sous forme de coussins qui se dégagent du plan d'eau et qui, en retour, modifient profondément le jeu de nombreux facteurs du milieu.

Cependant les Sphaignes ne sont pas les seules à jouer un rôle dans l'évolution de la végétation. Il y a d'autres plantes; celles-ci constituent avec les Sphaignes des groupes que nous pouvons classer en trois catégories :

1) des groupes de Sphaignes qui construisent la tourbe.

2) des groupes de plantes supérieures qui stabilisent les groupes à Sphaignes et provoquent l'arrêt de leur croissance.

3) des groupes indifférents au niveau du plan d'eau et qui se répartissent surtout, en fonction d'autres facteurs du milieu tels que les vents de pluie dominants ou le gel.

En un point donné, le tapis végétal est formé par une continuelle succession de ces groupes, mais ces successions ne se font pas partout en même temps et au même niveau ce qui nous a permis, d'une part, d'en étudier toutes les étapes sur une période de deux ans, d'autre part, d'expliquer l'apparition d'un nouveau groupe constructeur de tourbe sur une surface stabilisée. En effet, une telle surface, lorsqu'elle est encerclée par des coussins de Sphaignes en voie de croissance est, peu à peu rejointe par la nappe aquifère et de ce fait réenvahie par des Sphaignes aquatiques. Ainsi se ferme le cycle d'évolution de la végétation d'une tourbière active.

En résumé notre étude phytosociologique et écologique des deux tourbières nous apprend : *premièrement*, que l'évolution de la végétation se manifeste actuellement par un enrichissement en Sphaignes des deux associations végétales principales, celle à *Sphagnum papillosum* en Fagne walonne, celle à *Sphagnum recurvum* en Fagne de Clefay;

deuxièmement, que la première de ces associations montre une tendance évidente à se transformer en la seconde association, principalement par une réduction des « Schlenken » et des groupes de plantes qui y sont liés, et par une extension des *Sphagnum medium* et *S. recurvum*.

C'est-à-dire que nos observations nous engagent à prédire l'évolution de la végétation de la Fagne wallonne vers un type de végétation analogue à celui qui couvre aujourd'hui la Fagne de Clefay. La divergence entre les végétations des deux fagnes ne peut donc être interprétée par des facteurs du climat actuel puisque sous ce climat elle tend à disparaître.

La solution du problème doit être recherchée dans des temps plus anciens sous un autre climat. Dès lors une étude stratigraphique des massifs tourbeux s'impose.

* * *

Nous avons analysé plusieurs profils au long d'une ligne traversant de part en part les deux massifs tourbeux. La zone centrale n'a pu être étudiée que par sondage, mais sur les pentes nous avons pu profiter de la présence de tranches d'exploitation de tourbe.

Comme on sait, la tourbe s'est déposée sur une argile grisâtre. compacte (Bouillenne 1934 ([12])). Elle ne s'est pas accumulée avec la même importance et de la même manière sur les pentes et sur le replat correspondant au col, les conditions écologiques dans lesquelles la végétation turfigène a dû se développer n'étant pas les mêmes.

Nous avons trouvé :

1) sur les pentes, une tourbe épaisse à *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum medium* et un Sphagnum de la tribu « *Acutifolia* », reposant sur un lit de Bouleaux par l'intermédiaire d'une mince couche de tourbe sans structure identifiable. La couche à Eriophorum comprend des horizons à Bouleaux d'autant plus épais qu'on s'approche des extrémités de la coupe.

2) au centre des deux formations tourbeuses, au niveau du col, une tourbe à Eriophorum, moins abondante que sur les pentes. Nous n'y avons pas repéré de Bouleaux. C'est *Sphagnum imbricatum* qui y a construit la tourbe avec une telle vitalité que c'est là, au niveau du col, que l'épaisseur de chaque tourbière est la plus forte. Elle est d'environ cinq mètres.

Les analyses polliniques que nous avons établies nous montrent, en ces différents endroits, que la tourbe s'est développée sur les flancs au début de la période climatique atlantique, lors de la réhumidification du climat qui a suivi la période boréale et qui a amené en Europe, l'extension des Chênes aux dépens des

Conifères et des Bouleaux. Ces analyses confirment celles qui ont été réalisées sur une autre tourbière haute, au Mont Rigi (tourbière Marquet qui a commencé à une époque correspondant à la fin du Boréal et au début de l'Atlantique. (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, 1937 ([13])).

Sur la pente du Setchamp de Botrange, et seulement là, l'installation de la tourbière a débuté par une association à *Narthecium ossifragum* (M. Streel, 1957 ([14])), espèce qui est considérée aujourd'hui comme une plante caractéristique d'un climat océanique. La présence de Narthecium confirme donc l'installation de la tourbière de pente à la période atlantique.

Au niveau du col, la tourbe date de la fin de la période boréale. Elle s'y est déposée donc plus tôt que sur les pentes. Dans les parties supérieures des profils, sur toute la coupe, on trouve un mince horizon formé par *Eriophorum vaginatum*; la tourbe y est compacte et à ce point humifiée, qu'aucune structure de Sphaignes n'y est visible.

Jusqu'ici, dans l'épaisseur des deux tourbières, aucune différence ne nous est apparue entre les deux massifs si ce n'est la présence d'une tourbe à Narthecium, localisée au flanc du setchamp de Botrange.

Aujourd'hui, *Sphagnum imbricatum* ne joue plus de rôle important dans les végétations de surface des tourbières européennes, alors qu'il est bien connu qu'il fut responsable de l'édification d'assises de tourbe, épaisses de plusieurs mètres. L'arrêt de sa croissance remonte, selon Jonas 1935, ([15]) vers 1200 à 1300 après J. C. Il est survenu dans toute l'Europe à la suite d'une fluctuation climatique au sein de la période subatlantique, fluctuation qui a provoqué une courte période de climat continental, sec et froid, à laquelle correspond dans nos tourbières le mince horizon de Linaigrettes sans Sphaigne.

La réhumidification du climat qui a suivi, a installé une nouvelle végétation à Sphaignes identique à la végétation actuelle et nous constatons qu'elle est, cette fois en Fagne wallonne, différente de celle de la Fagne de Clefay.

C'est donc, à partir du 14^{me} siècle que l'évolution de la végétation en Fagne wallonne diverge de celle de la Fagne de Clefay.

Pour expliquer ce phénomène, nous n'avons pas hésité à établir un parallèle entre deux faits :

1) d'une part, à la période atlantique, soit il y a plus de 6.000 ans, l'installation d'une association à *Narthecium ossifragum* sur le flanc du setchamp de Botrange;

2) d'autre part, l'installation, il y a quelques siècles seulement, au même endroit, d'une association très voisine, dominée elle aussi par *Narthecium ossifragum*.

Depuis 1934, le Prof. Bouillenne ([6]) et ([12]) a attiré souvent l'attention sur l'écologie spéciale de cette plante. Elle est liée à une eau courante, celle qui suinte à la périphérie des calottes limoneuses ou « Setchamps » qui couvrent les crêtes du haut plateau. Or, le setchamp de Botrange offre, ou plutôt offrait, à la Fagne wallonne une situation privilégiée quant à l'alimentation de la tourbière en eau de source. La carte I montre l'importante extension de ce setchamp par rapport à ceux du Pannensterz et de Clefay, dominant la Fagne de Clefay. Le réservoir d'eau que constitue la couche limoneuse est relativement vaste à Botrange. De plus, l'orientation de la pente, face à la tourbière y est idéale pour l'alimentation en eau de la partie centrale de la Fagne wallonne; tandis que le setchamp du Pannensterz ne présente face au col de la tourbière de Clefay qu'un promontoire étroit.

Nous proposons de voir dans la présence de l'énorme réservoir d'eau du setchamp de Botrange, le facteur déterminant de l'installation à la période atlantique et de la réinstallation vers le 14^{me} siècle, après la période de sécheresse des types de végétation à Narthecium localisés uniquement dans la Fagne wallonne.

Mais l'exploitation de la tourbe, qui a débuté vers le 16^{me}siècle, a progressivement isolé ces formations végétales des sources du setchamp, ce qui provoque actuellement leur évolution vers d'autres formations végétales, celles qui dominent en Fagne de Clefay.

Nous mettons ainsi l'accent sur l'importance dans l'édification d'une tourbière des facteurs topographiques et écologiques trop souvent négligés.

En conclusion, la végétation des deux tourbières délibérément choisies dans ce travail a été étudiée spécialement parce que, étant voisines et placées sous le même climat, elles présentent des caractères de types différents et que leur état relatif de non altération permet un examen approfondi des phénomènes phytosociologiques et écologiques qui s'y déroulent :

1) A l'heure actuelle, ces tourbières ne sont pas, comme on l'a pensé, l'une de type atlantique, l'autre de type continental. Les associations que nous y avons distinguées et cartographiées sont les mêmes de part et d'autre mais leur importance respective est différente. Elles se présentent comme étant à deux stades phytosociologiques d'évolution. Les associations végétales de la Fagne wallonne tendent vers celles de la Fagne de Clefay.

2) L'écologie des groupements vivants a été observée en vue de la recherche des facteurs d'évolution. De même, les transects pratiqués dans la tourbe sous une association déterminée ont permis de reconstituer la succession des groupements qui se sont manifestés au cours des siècles à ce même endroit.

3) Des spectres polliniques ont été établis également dans les deux tourbières et complètent les résultats de l'analyse des transects.

4) La découverte à la base d'une partie de la tourbière de la Fagne wallonne, d'une couche à *Narthecium ossifragum*, permet d'affirmer que cette partie a commencé à s'installer à la période atlantique, tandis que les zones centrales de cette même tourbière ont commencé à se constituer plus tôt, c'est-à-dire dès la fin de la période boréale.

5) Il faut considérer ces tourbières comme composées de deux régions distinctes : tourbières ombrogènes centralement, tourbières de pentes soligènes marginalement.

6) Les tourbières de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay ont eu pendant longtemps une évolution parallèle.

7) Leur évolution différente est observée et décrite à partir du 14^{me} siècle.

8) Au point de vue phytosociologique, nous proposons de remplacer les données de la littérature dont les éléments sont contradictoires par les éléments du tableau III. Comme on le constate déjà dans l'épaisseur de la tourbière, il y a deux associations climaciques : une sur les pentes et une sur les replats. Toutes les autres associations reconnues dans le tapis végétal, par les auteurs ou par nous-même, sont des étapes vers ces deux associations climaciques.

Université de Liège
Laboratoire d'Ecologie de l'Institut de Botanique et Station Scientifique des Hautes Fagnes.

BIBLIOGRAPHIE

(1) R. et M. Bouillenne et P. Prevot : Une association végétale à *Empetrum* dans les fagnes de Clefay. *Bull. Cl. Sc. Ac. Roy. Belg.* 5me série, Tome XVII, 1931.

(2) M. Schwickerath : Die Nacheitzeitliche Waldgeschichte des Hohen Venns und ihre Beziehungen zur heutigen Venn Vegetation. *Abh. d. Preuss. Geol. Landesaushalt.* N. F. H. 184, 1937.

(3) M. Schwickerath : Das Hohe Venn und seine Randgebiete. *Pflanzensoziologie* VI, 1944.

(4) C. Vanden Berghen : Landes tourbeuses et tourbières bombées à sphaignes de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* Tome 84, 1951.

(5) P. Deuse, J. Ramaut et M. Streel : Etude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weiwertz. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n0 5 et 6, 1957.

(6) R. Bouillenne : Le futur parc national des Hautes Fagnes. Edition des « Amis de la Fagne ». Verviers 1938.

(7) R. Bouillenne : Le rôle du « Sphagnetalia » dans la vie des tourbières des Hautes Fagnes. *Bull. mens. du Centre belge d'Etude et de Documentation des Eaux*, 39, nov. 1953.

(8) R. Bouillenne : Les Hautes Fagnes de la Belgique. Universal Copy, Liège, 1954.

(9) P. Deuse : Sur les caractères écologiques de *Molinia coerulea*. Lejeunia. Liège, 1947 et 1948.

(10) L. Tinbergen : Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière du plateau des Hautes Fagnes. *Mem. Soc. Roy. Sc. Liège*, 4me série, T. IV, fasc. : 1, 1940.

(11) R. Bouillenne et M. Streel : Evolution de la végétation dans une tourbière haute du plateau des Hautes Fagnes après 20 ans. (Fagne wallonne). *Bull. Jardin Bot. de l'Etat.* Vol. Jubil. W. Robyns, 1957, Bruxelles.

(12) R. Bouillenne : Les eaux des tourbières du plateau de la Baraque Michel. *Ann. Soc. Géol. Belg.* T. LVII n0 5, 1934.

(13) R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand : Les viviers du Plateau de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. Sciences, Liège*, n0 12, 1937.

(14) M. Streel : Note sur l'existence d'une tourbe à *Narthecium ossifragum* dans les couches anciennes d'une tourbière du plateau des Hautes Fagnes de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n0 4, 1957.

(15) F. Jonas : Die Vegetation der Hochmoor im Nordhümmling. Fedde. Repert. Beih. LXXVIII, 1935.

32751 Centerick

LIÈGE MOTOR CY

Bd. de la Sauvenière, 45, Liège. Tél. 32.39.70

Distributeurs officiels FORD — BEAULIEU
MERCURY — CHAMBORD
LINCOLN — TAUNUS
VERSAILLES

Ets des GROSSES BATTES

Angleur-Liège. Tél. 65.01.80

Distributeurs officiels ZODIAC — ANGLIA
ZÉPHYR — PREFECT
CONSUL

CAMIONS FORD — TRADER
TAUNUS — THAMES

LA MÉTALLIQUE

La vraie
CARTOUCHE ÉTANCHE

A DOUILLE COURTE

Régulière, rapide, sûre, puissante, imperméable et peu encombrante

FABRIQUE NATIONALE D'ARMES DE GUERRE S.A.

Herstal-lez-Liège